(Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule und dem Staatlichen Naturhistorischen Museum Braunschweig, Direktor: Prof. Dr. Fr. Schaller)

# Experimentelle Untersuchungen zur Nahrungssuche und Nahrungsaufnahme der Kolibris

Von DIETER POLEY

## Inhalt



## A. Einleitung

Kolibris und Blüten sind zwei Begriffe, die wir mit Recht zueinander in Beziehung setzen. Die Beziehung zwischen diesen Vögeln und gewissen Blumen hat im Laufe der Evolution auf beiden Seiten zu verschiedenen Anspassungen geführt. Die Anpassungen der stationären Partner dieser Wechselbeziehung zwischen „Vogelblumen" und „Blumenvögeln" sind be-

sonders gut untersucht worden. Die Veränderung an Pflanzen auf dem Wege zur Vogelblütigkeit (Ornithophilie) beschränken sich ja vornehmlich auf die Blüten. Alle Untersucher sind sich einig, daß die Blütenfarbe, speziell die rote, das untrüglichste Kennzeichen für eine ornithophile Pflanze sei (Delpino 1869, Hildebrand 1870, Müller 1881, Trelease 1881, 1883, Scott-Elliot 1890, v. Marilaun 1891, Ludwig 1895, Ule 1896, Merritt 1897, Schimper 1898, Lagerheim 1899, Volkens 1899, Kirchner 1911, 1912, Neger 1913, Schnarf 1913, Werth 1912, 1915, Pickens 1941). Auch die übrigen Anpassungen der Vogelblumen, ihre beträchtliche Größe, die Reduktion der Sitzgelegenheiten für den Bestäuber, der Verlust des Duftes, die reichliche Nektarabsonderung sowie die spezielle Form von Pollen und Blütenröhre werden generell als ornithophile Merkmale gewertet, wenn auch über eine wertende Reihenfolge keine Einigkeit besteht.

Wesentlich unbefriedigender sind unsere Kenntnisse über die Anpassungen der Kolibris. Das schlecht entwickelte Riechvermögen (Stresemann 1927—1934) verweist diese Vögel auf optisches Erkennen der Nahrungsquellen, und ihr hochspezialisierter Schwirrflug (Stresemann und Zimmer 1932, Stolpe und Zimmer 1939) ist als Anpassung an nicht mit Sitzeinrichtung versehene Blüten unmittelbar anzusprechen. Das gilt auch für das Gefieder dieser Vögel und die Form ihrer Schnäbel, die nur mit den spezifischen Pollen- und Blütenröhrenformen sinnvoll funktionieren können. Ein großes Nektarangebot hat zur Selektion hochgradig umgebildeter Zungenapparate geführt. Ausgezeichnete morphologische und anatomische Arbeiten darüber verdanken wir Scharnke 1930/31 und Weymouth, Lasiewski und Berger 1964. Leider herrscht über die Funktion dieses sehr spezialisierten Organs, das den Kolibris erst die Ausnützung der Blüten gestattet, noch immer Unklarheit. Kaum mehr wissen wir darüber, wie die Kolibris die ornithophilen Blüten finden und wie sie sich auf sie dressieren. Untersuchungen über das Farbensehen der Kolibris kennen wir zwar von Sherman 1913, Pickens 1941, Bené 1941, Wagner 1946, Lyerly, Riess und Ross 1950, aber über ihre Lernfähigkeit wurde noch nicht gearbeitet.

Mit Ausnahme der Arbeit von Lyerly, Riess und Ross liegen bisher nur Freilandversuche vor. Deshalb erschien es notwendig, das Verhalten von Kolibris im Funktionskreis Nahrungsaufnahme und speziell ihre Reaktionen auf Farben zu klären. Von besonderem Interesse war die Frage, wie schnell sich Kolibris optisch orientieren und ob sie alle uns sichtbaren Farben sicher unterscheiden können. Bei dem raschen Stoffwechsel und dem hohen Energieverbrauch dieser Tiere (vgl. hierzu Pearson 1950, 1954 und Lasiewski 1962, 1963) erscheint es biologisch sinnvoll, daß sie stets möglichst viele Blüten auf ihre Ergiebigkeit untersuchen. Dabei müssen sie aber auch verschieden ergiebige unterscheiden können. Fast alle Autoren, die Kolibris in Freiheit beobachtet haben, berichten, daß diese Vögel immer viele ver-

schiedenfarbige Blüten besuchen. Sie sind, auch wenn sie schon eine besonders ergiebige Nahrungsquelle kennen, immer wieder auf der Suche nach anderen Blüten zu sehen. Meine Untersuchungen sollten klären, welchen relativen Reiz- oder Auslösewert die verschiedenen Farben für die verschiedenen Kolibriarten bei der Nektarsuche besitzen. Außerdem sollte die Funktion des Zungenapparates bei der Nahrungsaufnahme geklärt werden.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Fr. Schaller danke ich für den Arbeitsplatz und die materielle Grundlage sowie für das ständige Interesse und für die vielen wertvollen Anregungen.

## B. Material und Methode

### *I. Haltung der Versuchstiere*

Alle Kolibris wurden aus Ecuador von der Firma Animal Supply importiert. Um ein klares Bild über einige Arten zu bekommen, legte ich Wert darauf, möglichst viele Exemplare einer Art zu kaufen, was aber nicht immer gelang. In der Hauptsache standen mir *Colibri coruscans, Amazilia tzacatl* und *Amazilia franciae* als Versuchstiere zur Verfügung.

Über ihre Pflege und Fütterung berichtete ich an anderer Stelle (Poley 1966). Während der Versuchspausen lebten die Kolibris in einer großen bepflanzten Flugvoliere. Über die ethologischen Beobachtungen wird noch gesondert berichtet (in Vorbereitung). Die sinnesphysiologischen Versuche wurden in der Zeit vom Juli 1964 bis Juli 1966 durchgeführt, lediglich eine Mykose-Epidemie, die im Oktober 1964 ausbrach, bedingte eine längere Unterbrechung.

### *II. Methode der Untersuchungen*

Vorversuche mit Farbscheiben, hinter denen Röhrchen mit Futter aufgehängt waren, erbrachten keine befriedigenden Ergebnisse. Die Versuchstiere (Vt) tranken, nachdem sie festgestellt hatten, daß hinter allen Attrappen Futter geboten wird, nur noch an einer bestimmten Stelle. Dieser bevorzugte Ort wurde auch dann angeflogen, wenn die Farbpapiere umgruppiert wurden. Jedes Vt hatte seinen eigenen bevorzugten Ort. Die gleichen Erfahrungen beschreiben auch Lyerly, Riess und Ross (1950) von ihrem Vt.

Für die weiteren Versuche wurde deshalb die Dressurmethode als Arbeitsgrundlage gewählt. Den Vten wurden mehrere Farbpapiere geboten, doch nur hinter einem war ein gefülltes Futterröhrchen aufgehängt. Durch Versuch und Irrtum sollten die Tiere diese eine Farbe finden und sich auf sie dressieren.

Die Versuchsvoliere (Abb. 1) hat folgende Abmessungen: Länge 2 m, Höhe 2 m und Tiefe 1 m. An der einen Breitseite ist sie verglast. Mit einem Abstand von 0,15 m von der einen Stirnwand und in einer Höhe von 1,20 m ist für das Vt eine waagerechte Sitzstange befestigt. An der gegenüberliegenden Seite befindet sich die „Futterscheibe", deren Mittelpunkt auf gleicher Höhe mit der Sitzstange liegt. Die Entfernung zwischen Futterscheibe und Sitzstange beträgt 1,80 m. Die Scheibe hat einen Durchmesser von 0,80 m und ist mit schwarzem Mattlack (Schultafelfarbe) blendfrei gestrichen. Sie ist mit sechs Löchern, Durchmesser 8 mm, versehen, die in Form eines regelmäßigen Sechseckes auf einem Kreis von 0,70 m Durchmesser verteilt sind. Der Abstand zwischen je zwei Löchern beträgt 0,35 m. Hinter einem der Löcher kann mittels einer einfachen Aufhängung (Abb. 2) ein Futterröhrchen angebracht werden. In alle anderen Löcher ist, um völlig gleiche Versuchsbedingungen zu schaffen, ein kleines Glasröhrchen eingepaßt, das genau den Maßen des Trinkröhrchens entspricht. Zur Vermeidung von Ortsdressuren kann die Scheibe mit einem Motor gedreht werden. Die gewählte Umdrehungszahl von 1 U/min konnte in allen Versuchen beibehalten werden. Die Futterscheibe kann mit einem schwarzen Vorhang verdeckt werden, dessen Bedienungsschnüre nach

außen laufen. Die Versuchsvoliere wird mit einer 40-Watt-Tageslicht-Leuchtstoffröhre erhellt. Eine gleichmäßige Ausleuchtung zu allen Tageszeiten ist damit gewährleistet. Der Versuchsleiter (Vl) beobachtet von außen, sein Platz befindet sich in Höhe des Sitzastes des Vts. Vom Vt ist der Vl durch eine schwarze Wand

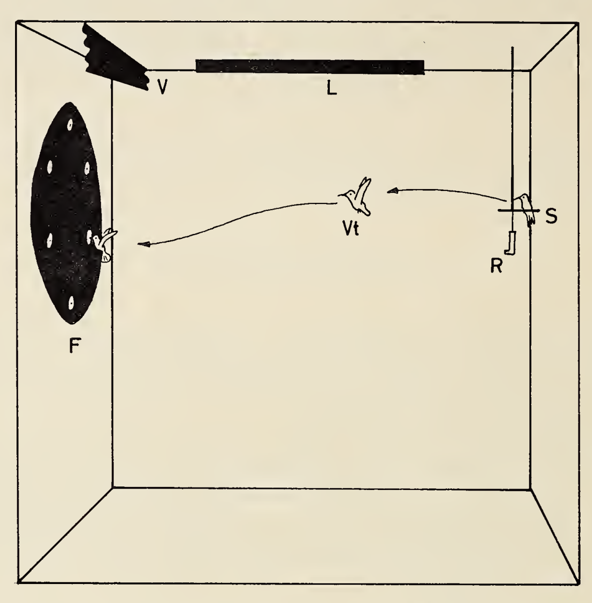



Abb. 1. Blick in die Versuchsvoliere bei abgenommener Rückwand. F = Futterscheibe, V = Vorhang, S = Sitzstange, Vt = Versuchstier, L = Lampe, R = Futterröhrchen für die Versuchs-Pausen.

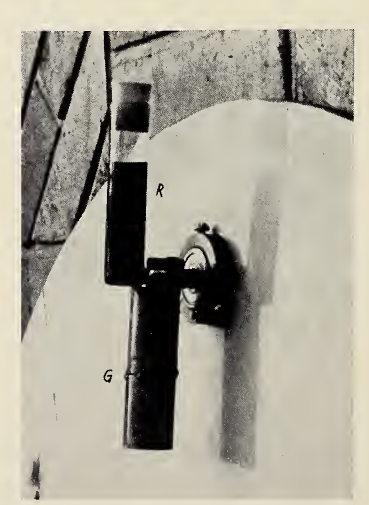



Abb. 2. Aufhängung des Futterröhrchens an der Rückseite der Futterscheibe. R = Futterröhrchen, G = Gegengewicht, das das Röhrchen bei der Drehung in der senkrechten Lage hält.

getrennt, in der sich lediglich ein Beobachtungsloch von 2 cm Durchmesser befindet, wodurch etwaige Beeinflussungen durch den Vl ausgeschlossen sind.

Für die Versuche werden Farbpapiere der Firma Muster-Schmidt, Göttingen, verwendet. Diese Farben sind nach dem Normensystem DIN 6164 hergestellt. Sie sind auf der Oberfläche mit einer schützenden Schicht aus Acetylcellulose abgedeckt, die mit Wasser oder Alkohol leicht zu reinigen ist. Dies ist notwendig, da die Farbscheiben nach wenigen Versuchen durch Ablecken, Kot und umherspritzendes Futter ziemlich verschmutzt sind. Das DIN-System ist an das internationale CIE-System der Commission Internationale de l'Eclairage angeschlossen, das es gestattet, die DIN-Farben auf andere Systeme, z. B. das Munsell-System oder die Ostwald-Farben, umzurechnen. Jeder Farbton ist durch ein Zahlentripel gekennzeichnet. Die erste Zahl dieses Tripels bedeutet den Farbton, z. B. 1 = Gelb, 8 = Rot, 15 = Blau. Die zweite Zahl drückt den Sättigungsgrad der Farbe aus, wobei 3 die niedrigste und 6 die höchste Sättigungsstufe der für die Versuche verwendeten Farben darstellen. Die dritte Zahl bedeutet die Helligkeit der Farbe, im DIN-System mit Dunkelstufe (dem reziproken Wert der Helligkeit) bezeichnet.

Die Benennungen und Abkürzungen der zur Verfügung stehenden Farben sind aus der Tabelle 1 zu entnehmen.

Tabelle 1. Zahlentripel, Abkürzungen und Maxima der spektralen Energieverteilung der zehn für die Versuche benutzten Farben.

| Zahlentripel | Farbe (Abkürzung) | | Maximum der spektralen Energieverteilung (nm) |
|---|---|---|---|
| 1 : 6 : 1 | gelb | (g) | 560 |
| 4 : 6 : 1 | orange | (o) | 750 |
| 7 : 6 : 2 | rot | (r) | 750 |
| 10 : 4 : 3 | rosaviolett | (rv) | 410 und 750 |
| 12 : 4 : 4 | violett | (v) | 410 und 730 |
| 15 : 5 : 3 | blau | (b) | 440 |
| 18 : 5 : 3 | grünblau | (gb) | 490 |
| 20 : 5 : 4 | dunkelgrün | (dg) | 500 |
| 22 : 6 : 3 | grün | (ü) | 520 |
| 24 : 6 : 2 | gelbgrün | (gg) | 550 |

Als Attrappenform habe ich einen Kreis von 5 cm Durchmesser gewählt, in dessen Mitte eine Öffnung von 7 mm ausgeschnitten ist. Diese Farbscheiben werden vor die sechs Öffnungen der Futterscheibe geklebt. Da die Löcher in den Farbpapieren kleiner sind als die in der Futterscheibe (8 mm), verdecken sie die Stutzen der Futterröhrchen und die Glasröhrchen selbst.

Um allen Vten jeweils „gleichwertige" Attrappen simultan bieten zu können, werden sie nach einem festen System ausgewählt und kombiniert. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß die Dressur auf eine Farbe länger dauert, wenn die Dressurfarbe des vorangegangenen Versuches, hinter der das Vt Futter gefunden hat, im neuen Versuch wieder mit zur Auswahl steht. Um diese Schwierigkeit zu umgehen, muß die Dressurfarbe des vorangegangenen Versuches für den folgenden ausfallen. Folgendes Wahlsystem erfüllt diese Bedingung: Kleine Proben aller 10 Farben sind in einem Kreis angeordnet; die Reihenfolge ist folgende: Rot — Orange — Gelb — Gelbgrün — Grün — Dunkelgrün — Grünblau — Blau — Violett — Rosaviolett. Über diesem Kreis ist eine Scheibe mit sechs Löchern angebracht, ähnlich der Wählscheibe eines Fernsprechers. Das dritte Loch bestimmt die darunter zu sehende „Dressurfarbe", die anderen die „Negativfarben". Die Dressurfarbe wird, da die Öffnungen der Wählscheibe nebeneinanderliegen,

von Nachbarfarben begleitet, z. B. Dressurfarbe Rot, benachbarte Negativfarben Orange und Rosaviolett, an die sich die weiteren Negativfarben Gelb, Violett und Blau anschließen. Für die Farbauswahl des nächsten Versuches wird die Wählscheibe nun so lange gedreht, bis die Dressurfarbe des letzten Versuches, also Rot, verschwindet. Nun sind folgende Farben zu sehen: Rosaviolett, Violett, Blau, Grünblau, Dunkelgrün und Grün, wobei an dritter Stelle Blau steht, also die Dressurfarbe für den nächsten Versuch. Rosaviolett, Violett und Blau sind dem Vt vom letzten Versuch her bekannt, und zwar „negativ", d. h. hinter diesen Farben befand sich kein Futter. Das Farbangebot aller Versuche, mit Ausnahme des jeweils ersten, enthält somit drei bekannte und drei unbekannte Farben. Die gebotenen Farben und die Reihenfolge der Dressuren sind in den Tabellen 2 und 3 zusammengestellt. Um zu gewährleisten, daß jedem Vt eine andere Anordnung geboten wird, werden die Attrappen auf der Futterscheibe in folgendem Rhythmus angeordnet: Positivfarbe (3) wird zwischen zwei Negativfarben geboten, im angegebenen Beispiel zwischen B und C sowie b und c. Es ergeben sich insgesamt 50 Kombinationsmöglichkeiten.

Tabelle 2. Farbangebot und Reihenfolge der Dressuren. In den waagerechten Spalten (1—10) sind die gebotenen Farben (1—6) aufgeführt, die nach dem geschilderten Wahlsystem (s. o.) ausgewählt wurden. Die jeweilige Dressurfarbe steht in Klammern. In der Reihenfolge 1—10 wurden die Versuche hintereinander durchgeführt.

| | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | g | o | (r) | rv | v | b |
| 2. | rv | v | (b) | gb | dg | ü |
| 3. | gb | dg | (ü) | gg | g | o |
| 4. | gg | g | (o) | r | rv | v |
| 5. | r | rv | (v) | b | gb | dg |
| 6. | b | gb | (dg) | ü | gg | g |
| 7. | ü | gg | (g) | o | r | rv |
| 8. | o | r | (rv) | v | b | gb |
| 9. | v | b | (gb) | dg | ü | gg |
| 10. | dg | ü | (gg) | g | o | r |

Tabelle 3. Schema von Kombinationsmöglichkeiten für die ausgewählten sechs Farben auf der Dressurscheibe. Die Negativfarben (Nr. 1, 2, 4, 5, 6) werden in einer der Reihenfolgen der waagerechten (a, b, c, d, e) oder der senkrechten (A, B, C, D, E) Spalten auf der Dressurscheibe aufgeklebt. Die Positivfarbe (3) wird zwischen zwei Negativfarben geboten, im angegebenen Beispiel zwischen B und C sowie b und c. Es ergeben sich insgesamt 50 Kombinationsmöglichkeiten.

| | A | B | | C | D | E |
|---|---|---|---|---|---|---|
| a | 1 | 2 | (3) | 4 | 5 | 6 |
| b | 5 | 1 | (3) | 6 | 2 | 4 |
| | (3) | (3) | (3) | (3) | (3) | (3) |
| c | 2 | 4 | (3) | 1 | 6 | 5 |
| d | 4 | 6 | (3) | 5 | 1 | 2 |
| e | 6 | 5 | (3) | 2 | 4 | 1 |

### *III. Eingewöhnung der Vte*

Werden die Kolibris aus der mit Grünpflanzen bestandenen Flugvoliere in die Versuchsvoliere gebracht, finden sie in der Regel sehr rasch den einzigen Sitzplatz. Kolibris sitzen fast immer sehr exponiert und hoch; die Sitzstange

wird diesen Bedürfnissen gerecht, sie wird sofort als einziger Ruheplatz akzeptiert. Auch das nichtmarkierte Futtergläschen, das in der Mitte der Sitzstange nach unten hängt, wird sofort gefunden und beflogen. Die Vte kennen die unmarkierten Röhrchen aus der Flugvoliere. Nur bei Eingewöhnung eines neuen Transportes werden die Tiere aus rotmarkierten Röhrchen gefüttert, die danach sukzessiv durch neutrale ersetzt werden. Es dauert jedoch wesentlich länger, bis die Tiere sich in der Versuchsvoliere vollends eingewöhnt haben. Erst nach 2—3 Tagen fliegen sie beim Nahen des Vl nicht mehr gegen die Glasscheibe. Frühestens nach einer Woche, in der Regel nach 14 Tagen, wird mit den Versuchen begonnen. Für die Versuche werden nur gesunde Tiere ausgewählt (vgl. hierüber Poley 1966). Ergebnisse von Tieren, die während der Versuchszeit erkrankten, werden, auch wenn sie gut zum übrigen Bild passen, nicht ausgewertet.

*IV. Ablauf eines Versuches*

Das Trinkröhrchen unter der Sitzstange wird entfernt und der Vorhang vor der Futterscheibe hochgezogen. Das Vt sieht nun zum erstenmal die sich langsam drehende Scheibe mit den sechs Farbpapieren. Hat das Vt lange genug gehungert, fängt es an, umherzusuchen und interessiert sich früher oder später auch für die Farbscheiben. Fast stets werden zuerst ziemlich „zielstrebig" die kleinen, schwarz aussehenden Löcher in den Farbscheiben kontrolliert, d. h. das Vt steckt seinen Schnabel hinein und probiert mit der Zunge, ob sie Nahrung enthalten. Es ist nur bei sehr wenigen Vten notwendig, das Trinkröhrchen des Sitzplatzes einmal am Vorhang oder an der Futterscheibe aufzuhängen, um dem Tier zu zeigen, daß es auch an anderen Orten in der Versuchsvoliere Futter gibt. Die Bewegung der Futterscheibe und die Löcher in den Farbpapieren wirken auf das Tier sehr attraktiv. Auch in der Flugvoliere ist immer wieder zu beobachten, daß die Kolibris sowohl auf sich bewegende Gegenstände fliegen und sie untersuchen als auch in kleinen Löchern, Spalten, gerollten Blättern u. ä. herumstochern.

Das Schnabeleinstecken in das Loch einer Farbattrappe wird als Kriterium für eine Wahl gewertet und protokolliert. Nicht gewertet werden die Anflüge an Farben, das Schwirren davor oder das Belecken der Farbpapiere. Einige wenige Vte versuchen auch mit dem Schnabel hinter das Farbplättchen zu kommen. Diese „Einbruchsversuche" sind auch von Freilandbeobachtungen (Malme 1923) her bekannt. Dabei steckt das Vt seinen Schnabel von oben hinter das Papier und senkt den Körper etwas nach unten, so daß es aussieht, als wolle es das Scheibchen abreißen oder nach unten drücken, was aber nie gelingt.

Auch nach einer Enttäuschung, d. h. nach Besuch und Kontrolle eines Farbplättchens, hinter dem kein Futter ist, sucht das Vt weiter und findet nach einiger Zeit die „futterspendende" Farbe. Alle Wahlen, die das Vt in dieser Probierphase ausführt, werden protokolliert. Im folgenden wird dieser Versuchsabschnitt als Versuchs-Irrtums-Phase (kurz V.-I.-Phase) bezeichnet. Das Vt lernt in dieser Zeit durch Probieren die gebotenen Farben kennen. Die V.-I.-Phase endet mit dem Finden der Positivfarbe und dem Trinken.

Vom Zeitpunkt des ersten Trinkens an dressiert sich das Tier nun auf eine bestimmte Farbe. Diesen Versuchsabschnitt nenne ich Dressur. Das Vt wählt in der Dressurzeit nicht ausschließlich positiv, sondern es sucht auch die Negativfarben noch nach Futter ab. Dabei verfährt es in der Mehrzahl der Fälle so, daß es zuerst trinkt, dann sucht und anschließend wieder trinkt. Dieses ständige Suchverhalten ist auch im Freiland oft beobachtet worden und erscheint biologisch durchaus sinnvoll; denn der Kolibri kann beim Versiegen einer Nahrungsquelle nicht erst mit der Suche anfangen, sondern muß bereits eine Kenntnis von anderen Futterquellen haben. Die Dauer der Dressur wird entweder auf eine bestimmte Zeit oder auf eine vorher festgelegte Anzahl von Trinkakten an der positiven Farbe beschränkt. Die jeweilige Dressurart ist bei den einzelnen Versuchsserien angegeben. Bei der zeitlichen Begrenzung der Dressur ist eine exakte Einhaltung der Dressurzeit allerdings selten möglich, weil die Vte nicht immer genau nach Ablauf dieser Zeit gerade wieder zur Scheibe fliegen, um Futter aufzunehmen. Die Beendigung der Dressur mit einem Trinkakt ist aber notwendig, um den folgenden Versuchsabschnitt abgrenzen zu können. Nach dem letzten Trinken wird der Vorhang vor der Scheibe herabgelassen.

An die Dressurzeit schließt sich eine Hungerzeit an, deren Dauer je nach Dressurart verschieden und bei den einzelnen Versuchen angegeben ist. In dieser Zeit soll ein möglichst gleiches durch Hunger bedingtes Ausgangsniveau der Wahlfreudigkeit (Appetenz) aller Tiere für den folgenden Versuchsabschnitt, den Test, herbeigeführt werden. Während der Hungerzeit kann das Vt die Wählscheibe nicht sehen. Hinter dem Vorhang wird das Futter entfernt, ein leeres Trinkröhrchen eingesetzt und die Stellung der einzelnen Farbpapiere verändert. Sehr häufig sucht das Vt in dieser Zeit am herabgelassenen Vorhang nach Futter. Die Leerlaufhandlung des „Fliegenschnappens" ist während der Hungerzeit häufig zu beobachten.

Nach Ablauf der Hungerzeit wird die Scheibe wieder freigegeben, und das Vt kann erneut wählen. Da jetzt alle Tiere außerordentlich wahlfreudig sind, wird im Höchstfalle nur 15 Minuten lang getestet. Die Testdauer richtet sich wie die Hungerzeit nach der Dressurart. Sie wird jeweils am Beginn der einzelnen Kapitel angegeben. Weil während des Tests aber kein Futter geboten wird, ist dieser Versuchsabschnitt als Abdressur anzusehen. Die ständig vorhandene Suchappetenz der Tiere wird noch aktiviert. Die Protokolle des Testes werden in Minutenabständen markiert, um aus einem Vergleich des Anfangsabschnittes mit dem Endabschnitt Aufschlüsse über den Verlauf der Abdressur und das Suchverhalten zu gewinnen.

Hebt sich der Vorhang, so schießt das Vt zur Futterscheibe, steckt den Schnabel in irgendein Loch und beginnt sogar darin zu stochern. Die Spontaneität und Schnelligkeit des ersten Anflugs an die Scheibe, das Aufsuchen eines Farbplättchens ohne vorherige Orientierung und das eifrige Stochern in leeren Löchern sind sehr wahrscheinlich auf den jeweils reichlich bemessenen Zeitraum der Hungerzeit zurückzuführen. Ist die erste Suchphase mit 1—3 Besuchen an meist „negativen" Farben abgeklungen, so orientiert sich das Vt durch kurzes Zurückfliegen und Fixieren vom Sitzplatz aus und wählt unmittelbar anschließend regelmäßig und eindeutig die „Dressurfarbe". Beim Vorschnellen nach dem Freigeben der Scheibe ist das Tier offenbar ausschließlich bestrebt, schnell an die Scheibe zu kommen und zu trinken. Die richtige Orientierung nach der Farbe durch das typische Fixieren und schnelles Vorstrecken des Kopfes setzt erst einige Sekunden später ein. Aber auch während des Testes wird die Dressurfarbe, ebenso wie im vorhergehenden Dressurabschnitt, nicht ausschließlich besucht, sondern es werden nach mehreren Positivwahlen auch andere Farben gewählt. Nach Ablauf der Testzeit wird der Vorhang herabgelassen und dem Vt wieder ein Futtergläschen unter die Sitzstange gehängt.

Die Ergebnisse wurden nach den „Graphischen Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen" von S. Koller ausgewertet; dabei wurde eine Überschreitungswahrscheinlichkeit von 1 % zugrunde gelegt.

### V. *Vorversuche zur Klärung der Ortsdressur*[1]

Während der Vorversuche, die mit geometrisch verschiedengestaltigen, aber flächengleichen weißen Figuren in Zweifachsimultanwahl auf einer Scheibe mit 12 Löchern durchgeführt wurden, konnte die Futterscheibe noch nicht ständig gedreht werden. Um einer schon in der großen Flugvoliere beobachteten Ortsdressur entgegenzuwirken, wurde die Scheibe während der Dressur in unregelmäßigen Zeitabständen gedreht und die Stellung der Symbole zueinander verändert. Nach der Hungerzeit von 30 Minuten wurde dann ebenso lange mit einer wiederum veränderten Anordnung der Figuren getestet. Trotz der Änderungen, die während der Dressur vorgenommen wurden, beobachtete ich besonders in den ersten Minuten des Testes eine starke Attraktion des Ortes, an dem sich während der Dressur das positive Symbol zuletzt befand und der nun weiterhin nur durch ein kleines Loch in der Scheibe optisch zu erkennen war. Solche Ortsdressuren sind über viele Stunden hin wirksam und können die Dressurergebnisse stark beeinflussen.

---

[1]) Die Protokolle befinden sich beim Autor.

Die Vte zeigten dieses Verhalten auch bei Kombinationen gut zu unterscheidender Figuren (z. B. Kreis gegen Kreuz).

Es war deshalb notwendig, die Möglichkeit von Ortsdressuren ganz auszuschalten. Daher wurde in allen weiteren Versuchen die Wählscheibe mit einem Motor gekoppelt, der sie ständig drehte.

## C. Versuchsergebnisse

### I. *Prüfungen auf Farbtüchtigkeit*

Eine spontane Bevorzugung bunter vor unbunten Farben ergibt sich aus Vorversuchen, die in der Flugvoliere an hungrigen Tieren angestellt wurden. An die Volierenwände wurden Zeichenkartons gehängt, die in möglichst vielen Grauabstufungen und Farben kleinere und größere, verschieden geformte Symbole trugen. Während die grauen, weißen (auf schwarzem Karton gebotenen) und schwarzen Flecken bei den Kolibris die „Neugierreaktion" bzw. die „Reaktion auf Unbekannt" hervorriefen, wurden alle farbigen Flecken sofort beleckt. Alle Verhaltensweisen waren außerordentlich gut zu unterscheiden. Von allen gebotenen Farben wurde die grüne am wenigsten beleckt.

Schon auf Grund dieser Beobachtung war zu vermuten, daß die Kolibris spontan farbige Flecken in der Voliere als mögliche Futterquellen betrachten. Diese Vermutung wurde durch folgende weitere Beobachtungen verstärkt: Um zu klären, ob sich die Tiere bei den noch ausstehenden Farbversuchen etwa nur nach Helligkeiten und nicht nach den Farben richteten, wollte ich sehen, ob sie sich auf verschiedene Graustufen dressieren lassen. Aber in allen Fällen, bei denen bunte und graue Attrappen auf der Futterscheibe geboten wurden, flogen die Vte die Farben an und suchten, allerdings vergeblich, nach Futter. Die Dressur auf Graustufen gelang andeutungsweise nur bei einem Tier der Art *Colibri coruscans*. Aber auch dieses versagte sofort, als ich in die Reihe der grauen Attrappen eine farbige einfügte.

In weiteren Versuchsreihen wurde nun auf eine Farbe gegen Grau dressiert. Durch das Auswechseln der Graupapiere sollte eine Annäherung an die Helligkeit der Farbe von Schwarz und Weiß her erreicht werden. In 372 Versuchen mit insgesamt 7950 Wahlen, gewonnen an 6 Tieren der Art *Colibri coruscans*, wurde nur 29mal (= 0,36 %) eine Graustufe im Test angeflogen und gewählt.

Aus allem ergibt sich, daß Farben auf Kolibris eine sehr starke Attraktion ausüben und daß sie sich bei der Nahrungssuche nach Farben orientieren. Auf Grau lassen sie sich praktisch nicht dressieren. Es bliebe nur der Einwand, daß die Kolibris auf Grund eines möglicherweise außerordentlich scharfen Helligkeitsunterscheidungsvermögens die Stufen der Graupapiere gut von den Helligkeitsstufen der gebotenen Farbpapiere unterscheiden könnten und daß somit nur Dressuren auf bestimmte Helligkeitswerte vorlagen. Dieser Einwand wird aber durch die Tatsache entkräftet, daß Dressuren auf Graupapiere nicht gelingen.

### II. *Ergebnisse der 30-Minuten-Dressur auf Farben*

#### 1. Versuchs-Irrtums-Phase

Die von den Vten in dieser „Probier-" oder „Suchphase" gewählten Farben, die bis zur ersten Positivwahl, also dem Finden der Dressurfarbe, protokolliert werden, lassen sich nach zwei Gesichtspunkten ordnen:

I. nach der prozentualen Häufigkeit, mit der eine einzelne Farbe gewählt wird, wobei ich alle Wahlen dieser Farbe aus den verschiedenen Angeboten zusammenfasse,

II. nach der Anzahl der Suchwahlen, die bis zum Finden der Dressurfarbe aufgetreten sind. Dabei werden alle Wahlen der jeweils gebotenen Negativfarben zu einem Wert zusammengefaßt.

Die Farbe Rot z. B. tritt sechsmal in Erscheinung; als Negativfarbe bei der Dressur auf Orange, Violett, Rosaviolett, Gelb und Gelbgrün. Für Punkt I unserer Betrachtungsweise werden alle Wahlen für Rot aus diesen fünf Dressuren in einem Wert zusammengefaßt. Wird auf die Farbe Rot dressiert, werden gleichzeitig fünf andere Farben als Negativfarben geboten, nämlich Gelb, Orange, Rosaviolett, Violett und Blau. Die Summe der Suchwahlen, die auf diese Farben entfallen, ergibt den Wert für Rot gemäß Punkt II meiner Betrachtungsweise.

Diese prozentualen Häufigkeiten für die einzelnen Farben sind für *Colibri coruscans* in der Abbildung 3 zusammengestellt. Die prozentuale Häufigkeit der Negativfarben wurde so errechnet, daß der Anteil der Wahlen für jede solche Farbe aus der Gesamtwahlzahl ermittelt wurde. Es fällt auf, daß die Werte für Rot und Orange über der oberen Grenze des Zufallsbereiches ($P_0$) liegen, während einzelne Farben des grünen Bereiches unter der unteren Abgrenzung ($P_u$) liegen. Diese deutlichen Abweichungen von der Grundwahrscheinlichkeit, die ja bei zehn Farben mit $p = 10\,\%$ angenommen werden muß, lassen einen Rückschluß auf die „Beliebtheit" oder den „Reizwert" der einzelnen Farben zu. Die unterschiedliche Breite des Zufallsbereiches bei den einzelnen Arten ist durch unterschiedliche Anzahlen (n) von Suchwahlen bedingt. Bei hohen Wahlzahlen kann der Zufallsbereich enger gefaßt werden als bei niedrigen.

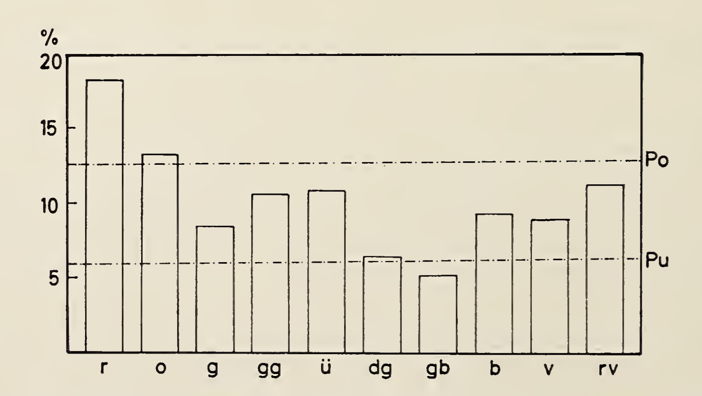



Abb. 3. Prozentuale Häufigkeit der Suchwahlen in der V.-I.-Phase gemäß Betrachtungsweise I bei *Colibri coruscans*. Die ········· Linie gibt die Grenzen der Grundwahrscheinlichkeit oder des Zufallsbereiches an. Abkürzungen der Farben wie in Tab. 1.

Die Vte werden ja bei jeder Wahl einer Negativfarbe enttäuscht und ihre Suchappetenz wird dadurch erneut aktiviert. Zweifelsohne werden dabei die Farben häufiger besucht und gewählt, von denen das Tier „weiß", daß sie einmal futterspendend waren. Von Spontanwahlen kann daher hier nur sehr bedingt gesprochen werden, da alle Vte bereits mit gewissen Erfahrungen (teils aus dem Heimatland, teils aus der Voliere) während der V.-I.-Phase wählten. Dazu kommen noch die Erfahrungen der bereits durchlaufenen Dressuren, die sich allerdings dauernd ändern. Ich bezeichne deshalb Abweichungen von der Grundwahrscheinlichkeit zunächst rein deskriptiv als Bevorzugungstendenzen. Erst durch Versuche mit Farb-Kaspar-Hauser-Tieren wäre zu klären, ob auch angeborene Spontantendenzen vorliegen.

Um wenigstens die Erfahrungen, die die Kolibris sammeln konnten, während sie in der Flugvoliere verweilten, unter Kontrolle zu bekommen, wurden alle Tiere sofort nach der Eingewöhnung nur aus nichtmarkierten Futterröhrchen gefüttert. Auch während der Eingewöhnungszeit in der Versuchsvoliere wurden alle Vte weiterhin aus diesen „neutralen" Röhrchen gefüttert.

Wie nun aus der Abbildung 4 hervorgeht, werden eindeutig die roten Farben den grünen vorgezogen. Dies erscheint sinnvoll und läßt sich biologisch begründen: Die rote Farbe hat eine übergeordnete, die grüne eine

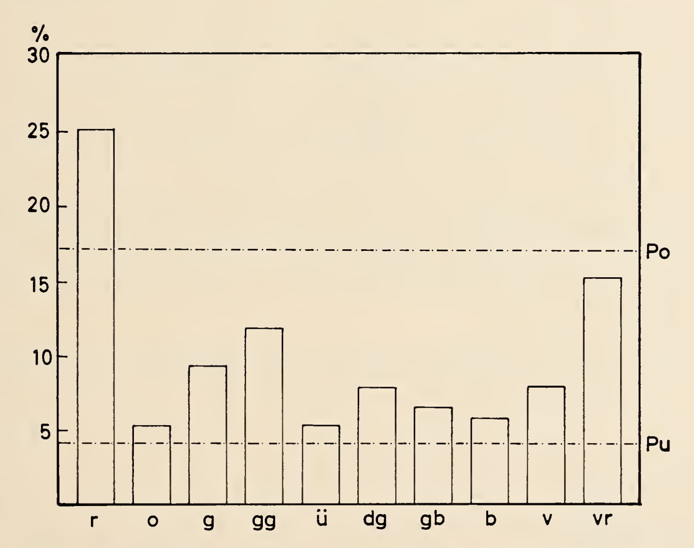



Abb. 4. Prozentuale Häufigkeit der Suchwahlen in der V.-I.-Phase gemäß Betrachtungsweise I für *Amazilia franciae* nach halbjähriger Blaudressur. Bezeichnung wie in Abb. 3.

untergeordnete Bedeutung bei den ornithophilen Blüten. Hinzu kommt, daß Grün als Laubfarbe im natürlichen Biotop des Herkunftsgebietes und auch in der Flugvoliere vorherrscht und als solche nie mit einem Futterangebot verknüpft ist.

Um nun die Rotbevorzugung zu brechen oder zu beeinflussen, wurden alle Tiere in der Flugvoliere sechs Monate lang aus blaumarkierten Röhrchen gefüttert, nach Ablauf dieser Zeit isoliert und nach einer Eingewöh-

nungszeit von 14 Tagen (Neutraldressur, s. Kapitel Eingewöhnung) getestet. Sofort trat die signifikante Rotbevorzugung wieder in Erscheinung (s. Abb. 4). Sie war also auch durch eine sechsmonatige Blaudressur nicht gestört worden!

Aus der Bevorzugung und Benachteiligung verschiedener Farben in der V.-I.-Phase muß gefolgert werden, daß diese Farben, wenn sie als Dressurfarbe geboten werden, eine höhere bzw. niedrigere prozentuale Häufigkeit von Suchanflügen zu verzeichnen haben werden. Das heißt, eine Farbe, die „spontan" häufiger nach Futter abgesucht wird, müßte als Dressurfarbe, die keinen so hohen Reizwert besitzt, sehr viel später von den Vten gefunden werden. In dem Diagramm (Abb. 4) entspräche also einem hohen Wert eine geringe Anzahl von unbelohnten Suchwahlen und umgekehrt. Trage ich die prozentuale Häufigkeit dieser Suchwahlen (Betrachtungsweise II) aus meinen Versuchen in dieses Diagramm ein, so ist das entstehende Bild nicht sehr anschaulich. Vorteilhafter erweist sich eine Spiegelung dieser Werte um den gemeinsamen Mittelwert M = 10 %. Da es sich hierbei nur um verschiedene Betrachtungsweisen desselben statistischen Rohmaterials handelt, ist dieser Weg mathematisch einwandfrei. Eine gemeinsame Grundwahrscheinlichkeit (p = 10 %) bei gleicher Anzahl (n) der Wahlen bedingt gleiche Zufallsgrenzen, Signifikanzen können somit in den Darstellungen der beiden Betrachtungsweisen I und II in den Diagrammen unmittelbar abgelesen werden. Ist nun die oben dargelegte Folgerung richtig, so drückt sich das bei dieser Darstellungsart in einfacher Weise aus: Die prozentualen Häufigkeiten der gewählten Farben in der V.-I.-Phase nach Betrachtungsweise I *und* II nehmen gemeinsam höhere oder niedrigere Werte an.

Tatsächlich kann bei allen Arten eine weitgehende Parallelität zwischen beiden Darstellungen festgestellt werden (s. Abb. 5). Dieser Nachweis ge-

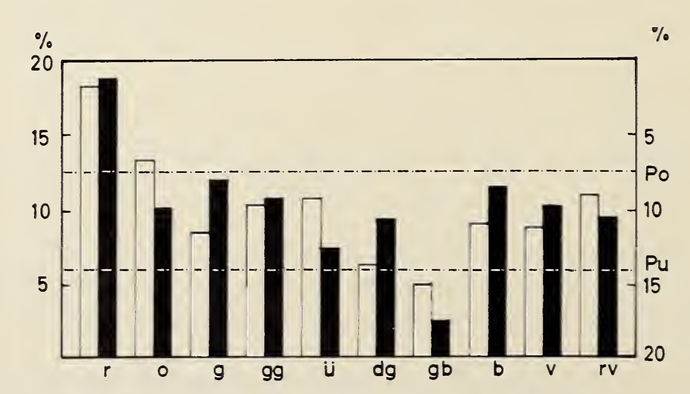



Abb. 5. Prozentuale Häufigkeit der Suchwahlen in der V.-I.-Phase nach Betrachtungsweise I (weiß) und II (schwarz) für *Colibri coruscans*. Die linke Ordinate gilt für Betrachtungsweise I, die rechte für II. Sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 3.

stattet den Schluß: Farben mit einem hohen Reizwert werden bevorzugt gewählt und dementsprechend als Dressurfarbe schnell gefunden. Das gleiche gilt umgekehrt für Farben mit einem geringen Reizwert.

2. Dressurphase

Mit dem Finden der Dressurfarbe und dem Trinken endet die V.-I.-Phase, das Vt dressiert sich von diesem Zeitpunkt an auf die Positivfarbe. Dabei besucht es nicht ausschließlich die futterspendende Farbe, sondern untersucht auch die Löcher der anderen Farben. Es ist daher nicht möglich, den Dressurerfolg an einer bestimmten ununterbrochenen Reihe von Positivwahlen zu beurteilen. Schon eine Serie von 10 positiven Wahlen ist, wie die Dressurkurven (Abb. 6—8) von *Amazilia franciae* zeigen, nur höchst selten zu erreichen. In den Abbildungen sind trotzdem die Wahlen in fortlaufenden Zehnergruppen zusammengefaßt und über der Zeit aufgetragen worden. Die Signifikanzgrenze $P_0$ für 10 Wahlen bei einer Überschreitungswahrscheinlichkeit von 1,0 % liegt bei 53,1 %, d. h. von 10 Wahlen müssen 6 positiv sein, um einen Dressurerfolg nachweisen zu können. Diese obere Abgrenzung des Zufallsbereiches wird stets nach einer gewissen Zeit überschritten, in nicht wenigen Fällen wird sie durch gehäuft auftretende Suchwahlen nach Überschreitung wieder unterschritten. Ein direkter Vergleich der Lernzeiten ist daher nicht möglich.

Die ständig vorhandene Suchappetenz, über deren biologische Bedeutung kein Zweifel herrscht, durchkreuzt die Methode des Aneinanderreihens positiver Wahlen zum Zwecke der Feststellung des Lernerfolgs. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Wahlen der Negativfarben sich indirekt doch positiv auf das Lernen der Dressurfarbe auswirken, indem die Belohnung bei der Dressurfarbe und die

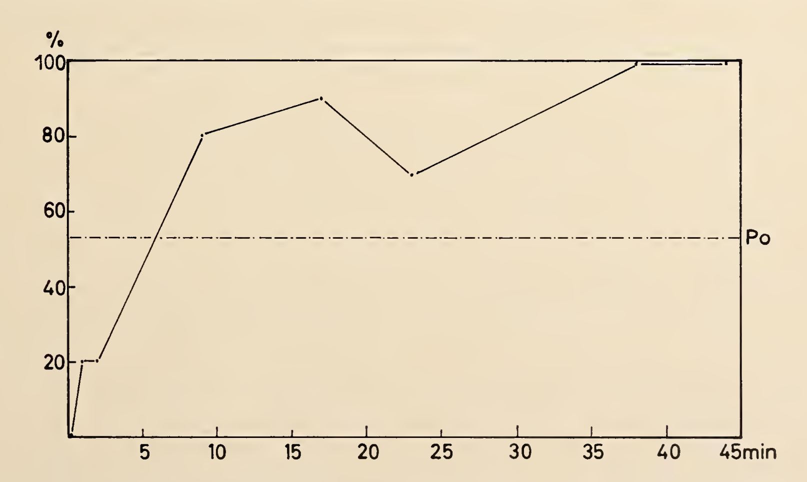



Abb. 6. Dressurkurve bei Rot für *Amazilia franciae*. Die Positivwahlen sind in fortlaufenden Zehnergruppen zusammengefaßt und in ihrer prozentualen Häufigkeit (Ordinate) über der Zeit (Abszisse) aufgetragen. ·-·-·-·-·- = Signifikanzgrenze Po.

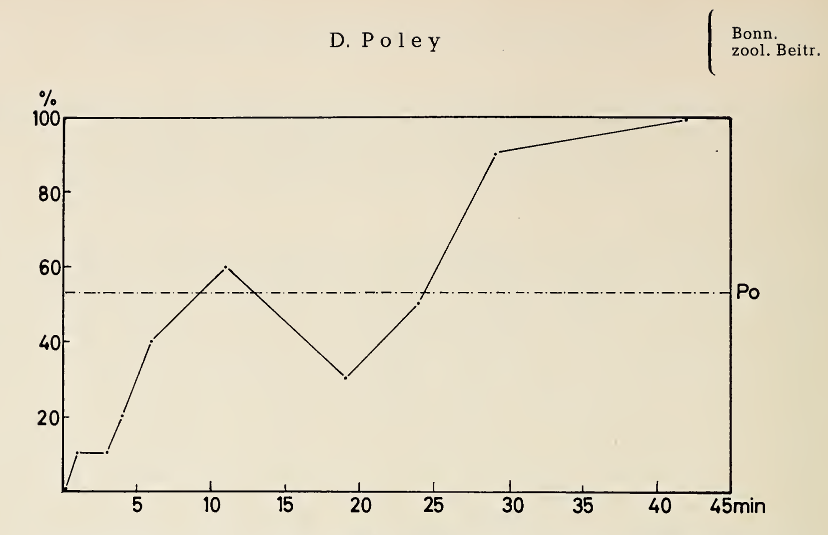



Abb. 7. Dressurkurve bei Gelbgrün für *Amazilia franciae*. Bezeichnung wie in Abb. 6.

Bestrafung (Futterentzug) bei den Negativfarben zusammen einen höheren und besseren Dressurerfolg gewährleisten als nur die Belohnung bei der Dressurfarbe allein. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen Tieren mit großer und solchen mit geringer Suchappetenz konnte ich beim Vergleich der Dressurerfolge allerdings nicht feststellen.

Betrachtet man die Anzahl der fortlaufenden Zehnergruppen in den verschiedenen Dressuren bis zur Überschreitung der Signifikanzgrenze $P_0$, so ergeben sich statistisch signifikante Unterschiede. Die Dressurwahlen für Rot liegen bei *Colibri coruscans* und *Amazilia tzacatl* unter dem Zufallsbereich, d. h. diese Farbe wird von beiden Arten besonders schnell gelernt. Über den Zufallsbereich hinaus ragen bei *Colibri coruscans* die Dressurwahlen für Gelb und Grün, bei *Amazilia tzacatl* für Violett.

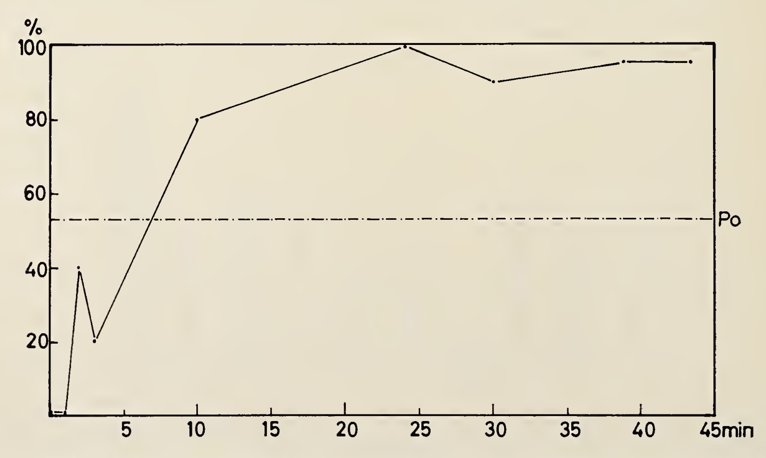



Abb. 8. Dressurkurve bei Grünblau für *Amazilia tzacatl*. Bezeichnung wie in Abb.6.

3. Ergebnisse des Tests

Der Test mit einer Dauer von 15 Minuten, während der das Vt kein Futter erhält, ist als „Abdressur" anzusehen. Alle Protokolle werden mit einer Zeiteinteilung versehen, die einen Vergleich der verschiedenen Testabschnitte ermöglicht. Die erreichten prozentualen Wahlhäufigkeiten aller Tests sind in der Abbildung 9 für eine der beiden untersuchten Arten, *Amazilia tzacatl,* dargestellt.

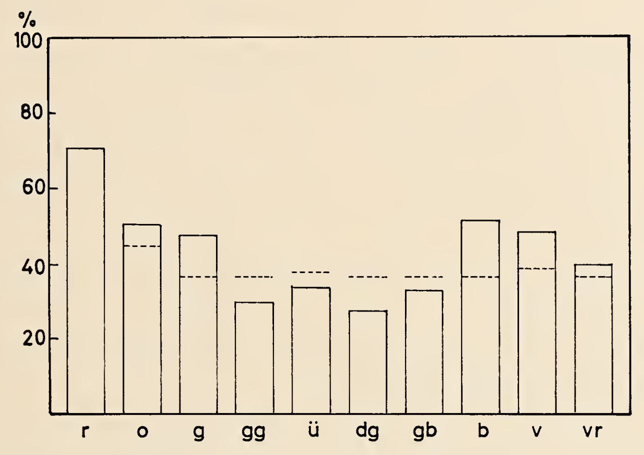



Abb. 9. Prozentuale Häufigkeit der „Wahl" der Dressurfarbe im 15minütigen Test für *Amazilia tzacatl.* ------ = Linie der maximalen Grenzdifferenz (Erklärung im Text). Sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 3.

Die gestrichelt gezeichnete Linie in dieser Abbildung ist die der maximalen Grenzdifferenz [1]) gegen Rot. Der Einführung dieser neuen Grenze, die nicht mit der Signifikanzgrenze identisch ist, liegt folgender Gedanke zugrunde: Die Ergebnisse der Tests zeigen eine unterschiedliche prozentuale Häufigkeit in der Wahl der sogenannten Positivfarben, obwohl die Testbedingungen möglichst gleich gehalten worden sind. Die Frage lautet nun, ob die Unterschiede im Rahmen des Zufallsbereiches liegen oder ob im Verhalten der Vte gegenüber verschiedenen Farben statistisch gesicherte Unterschiede vorliegen. Zur Klärung dieser Frage geht man von dem jeweils kleinsten Zahlenwert (n) der Testwahlen aus; dies ist bei beiden Arten immer die Zahl (n) für die Farbe Rot.

Bei *Colibri coruscans* liegen alle prozentualen Häufigkeiten über der Linie der maximalen Grenzdifferenz, es bestehen demnach keine Unterschiede im Verhalten gegenüber verschiedenen Farben. Hingegen unterschreiten bei *Amazilia tzacatl* die grünen Farben diese Grenze, sie werden schlechter behalten als die anderen.

---

[1]) berechnet nach Koller

Da aber im Verhalten der Vte im Verlaufe des Testes deutliche Veränderungen (s. u.) vorgehen, erscheint es nun nötig, noch die verschiedenen Testabschnitte miteinander zu vergleichen. Den Vten werden im Test die sechs Farben des Dressurabschnittes in veränderter Kombination zur Wahl geboten. Die prozentuale Häufigkeit der Positivwahlen und die Wahlfreudigkeit lassen im Verlaufe der 15 Minuten Testzeit nach (s. Abb. 10). Während in den ersten Minuten des Tests die Reaktionen des Vts auf die Dressurfarbe — in dem Beispiel der Abb. 10 die Farbe Rot — noch statistisch zu sichern sind, sind sie es in den letzten Minuten des Testes nicht mehr.

Nur die Wahlen der ersten 3 Minuten des Testes werden als Maßstab für einen Lern- oder Dressurerfolg gewertet, während die letzten 3 Minuten ein Maß für die Abdressur darstellen, die während des Testes eintritt. Nicht immer tritt der einfache Fall ein, daß die Positivwahlen der ersten drei Minuten signifikant sind, während sie es am Schluß des Testes nicht mehr sind. Der Verlauf der Abdressur ist eben durch zwei verschiedene Vorgänge bestimmt:

1. Die prozentuale Häufigkeit der Positivwahlen sinkt im Laufe der 15 Minuten Testzeit ab.
2. Gleichzeitig sinkt auch die Gesamtzahl der Wahlen; das Vt hat „festgestellt", daß es nirgends etwas gibt.

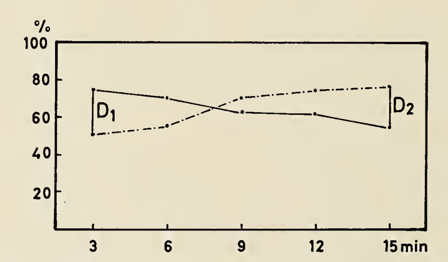



Abb. 10. Verhältnis zwischen prozentualer Häufigkeit der Wahlen (————) und der Signifikanzgrenze (- - - - - -) der Positivfarbe Rot bei *Colibri coruscans* im Verlaufe des 15minütigen Tests. $D_1$ = Differenz zwischen der prozentualen Häufigkeit der Wahl der Positivfarbe und der Signifikanzgrenze in den ersten 3 Minuten, $D_2$ = dto. für die letzten 3 Minuten.

Beide Tatsachen sind Folgeerscheinungen der ständigen Enttäuschung. Es muß deshalb für beide Vorgänge ein gemeinsamer Maßstab gefunden werden. Ich wähle dafür die Differenz ($D_1$ bzw. $D_2$) zwischen der prozentualen Häufigkeit der Positivwahlen und der zugehörigen Signifikanzgrenze. Wie aber verhält sich die Signifikanzgrenze gegenüber diesen oben genannten Vorgängen? Grundsätzlich interessiert bei Dressurversuchen nur die obere Grenze des Zufallsbereiches, die Signifikanzgrenze $P_0$, da festgestellt werden soll, ob die Wahlen des Dressursymbols oder der Dressurfarbe über dieser Grenze liegen und somit signifikant sind. Die Abgrenzung des Zufallsbereiches hängt von der Anzahl der beobachteten Wahlen (n) ab; bei hohen n liegt der Bereich sehr dicht um die Grundwahrscheinlichkeit herum, die bei der von mir durchgeführten Sechsfachsimultanwahl mit 16,7 % angenommen werden muß. Bei sinkendem n wird dieser Bereich größer,

d. h. die obere Abgrenzung (= Signifikanzgrenze) steigt. Für das gegebene Beispiel bedeutet das Nachlassen der Wahlfreudigkeit ein Ansteigen der Signifikanzgrenze. Nimmt man hingegen an, daß die Wahlfreudigkeit während des Tests nicht abnimmt, sondern nur die Anzahl der Positivwahlen sinkt, so bedeutete dies eine Verringerung der Wahrscheinlichkeitsdifferenz. Nimmt man andererseits an, daß die prozentuale Häufigkeit der Positivwahlen gleich bleibt und nur die Wahlfreudigkeit nachläßt, ergibt sich gleichfalls eine Verringerung dieser Differenz. Da aber meistens beides absinkt, sowohl die Häufigkeit der Positivwahlen als auch die Gesamtzahl der Wahlen, summieren sich beide Vorgänge, so daß schließlich die Nullinie in den Abbildungen zur Signifikanzgrenze wird. Dadurch kann in den Abbildungen direkt abgelesen werden, ob der Dressurerfolg noch statistisch zu sichern ist oder nicht.

Bei beiden Arten, *Colibri coruscans* (Abb. 11) und *Amazilia tzacatl*, sind während der ersten 3 Minuten ähnliche Beziehungen wie in der V.-I.-Phase zu finden. Danach erinnern sich die Kolibris besser an Farben, die sie bevorzugen als an solche, die keinen so hohen Reizwert für sie besitzen. Obwohl aus den Dressurkurven (s. Abb. 6—8) hervorgeht, daß die Vte jede Dressurfarbe aus den gebotenen sechs Farben herausfinden und nach einiger Zeit deutlich „zielgerichtet" anfliegen, wählen sie in den ersten drei Minuten des Testes die Farben häufiger, die sie schon in der V.-I.-Phase bevorzugten. Es drängt sich die Annahme auf, daß diese in der V.-I.-Phase festgestellten Bevorzugungen und Benachteiligungen bestimmter Farben sich auch auf den Test auswirken. Sollte diese Annahme zutreffen, dann müßte sich zeigen, daß diese „Spontantendenzen" während des Testabschnittes vor allem die Wahl der sogenannten Negativfarben beeinflussen. Denn für die Vte ist es sicherlich schwieriger, sich zu „merken", hinter welchen Farben sie kein Futter finden, als sich die Positivfarbe „einzuprägen". So müßten sie also nach der Enttäuschung an der Positivfarbe wiederum jene Negativfarben bevorzugt aufsuchen, die sie „spontan" be-

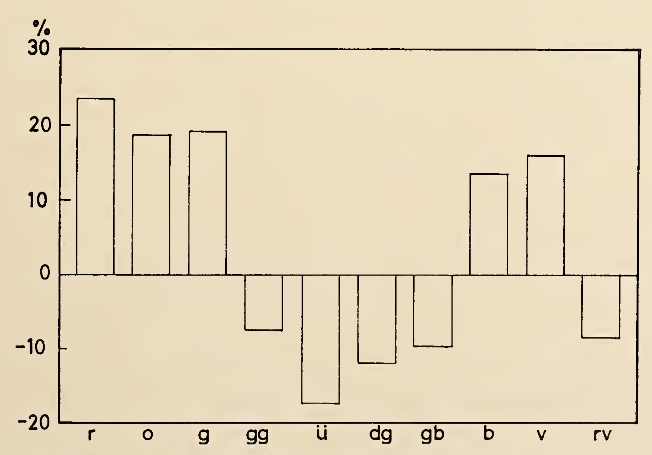



Abb. 11. Differenzen der prozentualen Häufigkeit der Positivwahlen zur jeweiligen Signifikanzgrenze in den ersten drei Minuten des Tests bei *Amazilia tzacatl*. Die Nullinie ist die Signifikanzgrenze, sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 3.

vorzugen. Tatsächlich finden sich im Test nicht die bei der V.-I.-Phase signifikanten Bevorzugungen und Benachteiligungen der Negativfarben, sondern die Prozentanteile der Wahlen aller Negativfarben liegen innerhalb der Grenzen der Grundwahrscheinlichkeit.

Da es (offensichtlich) statistisch zu sichernde Differenzen im Verhalten gegenüber verschiedenen Farbenbereichen gibt, stellt sich nun die Frage: Wie wirken sich diese unterschiedlichen Verhaltensweisen auf die „Abdressur" aus? Das Nachlassen der Wahlfreudigkeit bewirkt ein Ansteigen der Signifikanzgrenze, so daß in den letzten drei Minuten des Testes die prozentuale Häufigkeit der Positivwahlen in den Zufallsbereich absinkt. Als Maßstab für die Abdressur verwende ich wiederum die Differenzen zwischen der erreichten prozentualen Wahlhäufigkeit und der Signifikanzgrenze. Die „Abdressur" beginnt aber schon nach der ersten Enttäuschung, also ist das Absinken von $D_1$ (s. Abb. 10) auf die Signifikanzgrenze schon ein Teil dieser Abdressur und das weitere Abfallen bis $D_2$ nichts anderes als deren Fortsetzung. Die Summe von $D_1$ und $D_2$ kann somit als Maßstab für den Vorgang des Abdressierens betrachtet werden. In der Abbildung 12 werden Lern- oder Dressurerfolg (Abb. 11 — $D_1$ —) und Abdressur (— $D_1 + D_2$ —, s. Abb. 10) nebeneinander dargestellt. Um den Andressur- und Abdressurerfolg vergleichend quantitativ darzustellen, werden die Mittelwerte beider Vorgänge gleichgesetzt. Die Ordinate ist also eine Prozenteinteilung und soll als ein Maßstab für die gegenseitige Abhängigkeit beider Vorgänge dienen. Die exakten Werte für den Lernerfolg gehen aus Abb. 11 hervor.

Ein Vergleich der Diagramme in Abb. 12 zeigt, daß Lernerfolg und Abdressur in einem direkten Zusammenhang stehen, denn beide Werte haben bei jeder Farbe annähernd gleiche Größe.

Der Nachweis eines Zusammenhanges zwischen Lernerfolg und Abdressur bedeutet, daß die Farben zunächst ungeachtet des Reizwertes in dem Maße abdressiert werden, wie ein Lernerfolg für sie in den ersten drei Minuten des Testes nachweisbar war. Da eine Aussage über den Reizwert der Farben schon aus den Ergebnissen der V.-I.-Phase gemacht werden kann, muß die obige Folgerung noch erweitert werden: Der Lernerfolg ist bei Farben mit hohem Reizwert statistisch sicher, bei solchen mit geringem Reizwert nicht. Der Grad der Abdressur ist vom Reizwert der abzudressierenden Farbe abhängig; hoher Reizwert bedingt rasche Abdressur und umgekehrt. Die Vte erinnern sich nach der Hungerzeit besser an Farben mit hohem (Rot, Orange) als an solche mit geringem Reizwert. Sie dressieren sich diese für sie attraktiven Farben rascher ab als solche, an die sie sich schlechter erinnern. Dieser mathematisch faßbare Sachverhalt wird noch durch eine Änderung des Verhaltens der Vte während des Testes erhärtet:

Sofort nach Sichtbarwerden der Futterscheibe schwirren die Vte zu dieser hin und wählen, stecken also ihren Schnabel in das Loch einer Farb-

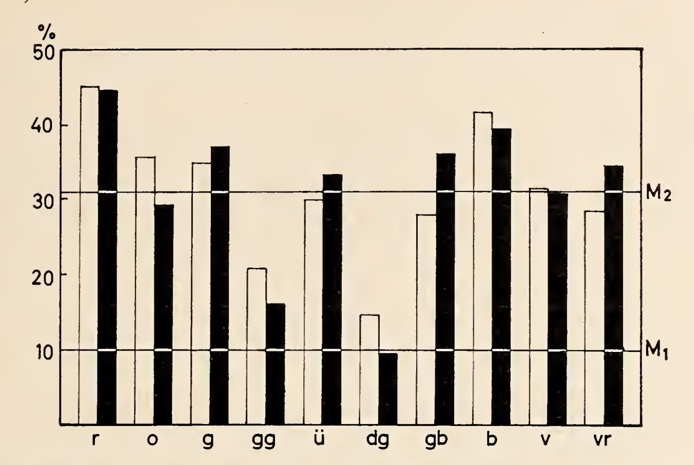



Abb. 12. Differenzen zwischen prozentualer Häufigkeit der Positivwahlen und jeweiliger Signifikanzgrenze in den ersten drei (Dressurerfolg = weiß) und den letzten drei Minuten (Abdressur = schwarz) des Testes bei *Colibri coruscans*. $M_1$ = Mittelwert der Differenzen zur Signifikanzgrenze in den ersten drei Minuten, $M_2$ = gleichgesetzter Mittelwert aller Dressurerfolge ($M_1$) und aller Abdressuren (d. h. Anheben von $M_1$ auf das Niveau von $M_2$). Bezeichnungen wie in Abb. 3.

attrappe. Nach diesen ersten mehr oder minder ungerichteten Wahlen folgen längere Serien von Wahlen der Positivfarbe. Meist tritt nach ca. 5 Minuten ein meist sehr plötzlicher Wechsel des Verhaltens gegenüber der Positivfarbe ein. Das Vt fliegt bei seinen Suchflügen auch die Dressurfarbe an, zuckt jedoch davor zurück und betrachtet die Attrappe einige Sekunden lang, wobei es im Sinne der sich drehenden Scheibe mitfliegt und wendet sich dann schließlich ohne zu wählen ab. Dieses Zurückzucken von der Dressurfarbe hat mich immer an den von Köhler bei Schimpansen *(Pan troglodytes)* und von Lorenz bei Gelbhaubenkakadus *(Cacatua galerita)* beschriebenen „Erkenntnisruck" erinnert. Anthropomorph läßt sich dieser Vorgang so beschreiben: Das Vt fliegt die Dressurfarbe an, plötzlich „fällt ihm ein", daß es zu diesem Zeitpunkt kein Futter hinter dieser Farbe gibt. Besonders häufig konnte ich diese Verhaltensweise vor den gut andressierten Farben des rot-orangen Bereiches beobachten.

Bei *Colibri coruscans* wirkt sich das geschilderte Verhalten auch auf die allgemeine Wahlfreudigkeit aus, also auf die Gesamtzahl der Wahlen. Während die prozentuale Häufigkeit aller Wahlen bei Dressuren auf die übrigen Farben im Zufallsbereich der Grundwahrscheinlichkeit liegt, wählen die Vte von *Colibris coruscans* bei der Dressur auf Rot während des Testes signifikant weniger (s. Abb. 13). Nun ist gerade bei Rot das Zurückzucken vor der Dressurfarbe besonders häufig protokolliert. Das kann als weiterer Beweis für die gute Lernfähigkeit gegenüber dieser Farbe gelten. Die wenigen Wahlen bei den Dressurkombinationen mit Rot stellen ein weiteres Kriterium für die Annahme dar, daß die Abdressur von Rot ebenso schnell

und gut wie die Andressur vor sich geht; sie genügen dem Vt zur Feststellung, daß es weder hinter Rot noch hinter anderen Farben Futter gibt.

Je nach der Verfassung der Tiere führte ich täglich 3—4 Dressuren auf verschiedene Farben durch, wobei die Wahlfreudigkeit nur unwesentlich zurückging. Legten die Tiere längere Pausen ein, in denen sie schliefen oder unbeweglich vor sich hin dösten, was auf eine gewisse Schwäche durch zu langen Futterentzug hindeutete, wurden Pausen von 1—2 Tagen eingelegt, in denen die Vte ein besonders kräftiges Futter bekamen. Die meisten Vte magerten im Laufe ihres Aufenthaltes

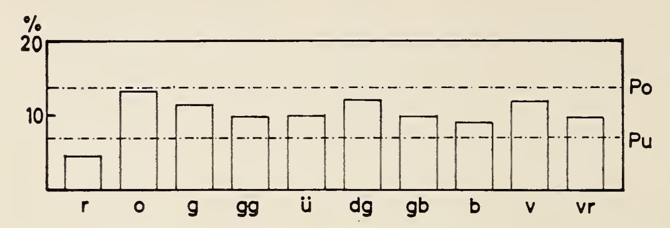



Abb. 13. Prozentuale Häufigkeit der sogenannten Testwahlen von *Colibri coruscans*. ------ = Grenzen des Zufallsbereiches der Grundwahrscheinlichkeit, sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 3.

in der Versuchsvoliere etwas ab. Periodischer Futterentzug und mangelnde Gelegenheit zur Gefiederpflege stellten für diese Vte — *Colibri coruscans* hat ein Körpergewicht von 6—7 g und *Amazilia tzacatl* ein solches von nur 4 g — große Strapazen dar. Am gefährlichsten für die Vte war die trockene und nie ganz staubfreie Luft in dieser Voliere, die häufig Soor und Aspergillose im Schnabelraum zur Folge hatte.

## III. *Ergebnisse bei Verkürzung der Dressur*

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Versuchen, bei denen die Vte in einer bestimmten Zeit (ca. 30 Minuten) die Dressurfarbe wählen konnten, wandelte ich für diese neue Serie das bisherige Schema wie folgt ab: Dem Vt werden bei der Dressur, also nach Ablauf der V.-I.-Phase, nur zehn Anflüge und Wahlen der Dressurfarbe gestattet. Hatte das Tier zehnmal getrunken, wird die Futterscheibe verdeckt. Mit dieser drastischen Kürzung der Dressurzeit, in der Regel dauerte sie nur 1—2 Minuten, sollten Unterschiede, die sich schon bei der 30-Minuten-Dressur ergeben hatten, noch genauer erfaßt werden. Die Hungerzeit wurde um die Hälfte, also auf 10 Minuten, verkürzt. Dadurch wollte ich eine Schwächung der Vte durch zu langen Futterentzug vermeiden. Aus dem gleichen Grunde wurde auch nur 5 Minuten lang getestet. Die Versuche wurden mit *Amazilia tzacatl* und *Amazilia franciae* durchgeführt; *Colibri coruscans* konnte für diese Versuche nicht mehr beschafft werden.

Die Unterschiede zwischen den beiden geprüften Arten übersteigen in keinem Falle die größte zulässige Grenzdifferenz. Es besteht also kein Unterschied zwischen diesen beiden Arten. Das gleiche trifft auch für die Unterschiede der beiden Testserien, Dressur von 30 Minuten und Gestattung von 10 Positivwahlen in der Dressur, bei *Amazilia tzacatl* zu.

Einige Verschiebungen zeigen sich nur im grünen Bereich, sie sind aber nicht signifikant.

Die Negativwahlen im Test und die Wahlfreudigkeit gehorchen den gleichen Gesetzen wie bei der 30-Minuten-Dressur. Auf eine Darstellung wird deshalb verzichtet.

Die Kolibris sind somit in der Lage, sich mit nur 10 Anflügen auf Farben zu dressieren. Bevorzugt gelernt werden dabei alle nichtgrünen Farben. Eine Ausnahme bildet bei *Amazilia tzacatl* das reine Grün, das auch statistisch sicher gelernt worden ist (obgleich es allerdings von derselben Art in der 30-Minuten-Dressur nicht sicher gelernt worden war).

IV. *Versuche mit Farben gleicher Helligkeit und gleicher Sättigung*

In einer weiteren Versuchsserie werden für die Dressuren Farben gleicher Helligkeit und gleicher Sättigung verwandt (sogenannter farbtongleicher Farben nach Muster-Schmidt); sie sind in Tabelle 4 zusammengestellt:

Tabelle 4. Bezeichnungen und Maxima der Energieverteilung im Spektrum der 12 für die folgenden Versuche verwandten Farben. — = Purpurfarben mit einem Maximum im roten und einem im blauen Bereich.

| Zahlentripel | Maxima der Energieverteilung (nμ) |
|---|---|
| 2 : 3 : 3 | 577,7 |
| 4 : 3 : 3 | 568,9 |
| 6 : 3 : 3 | 597,2 |
| 8 : 3 : 3 | 622,7 |
| 10 : 3 : 3 | —500,1 |
| 12 : 3 : 3 | —556,9 |
| 14 : 3 : 3 | —446,6 |
| 16 : 3 : 3 | 469,9 |
| 18 : 3 : 3 | 481,4 |
| 20 : 3 : 3 | 493,0 |
| 22 : 3 : 3 | 529,9 |
| 24 : 3 : 3 | 565,5 |

Diese Farben machen einen verwaschenen, bleichen Eindruck, was durch ihre geringe Sättigung und Helligkeit bedingt ist. Ihre Unterscheidung fällt schon dem menschlichen Auge schwer. Es lag daher nahe, zu fragen, ob die Unterscheidung den Vten gelingen würde. Wie schon bei den vorhergehenden Versuchen, wurden dem Vt sechs Farben, die nach den gleichen Gesichtspunkten ausgewählt sind wie bei den oben beschriebenen Versuchen (s. S. 120), auf der Dressurscheibe geboten. Die Anordnung auf der Scheibe wurde so vorgenommen, daß die Dressurfarbe zwischen den beiden am besten von ihr zu unterscheidenden Farben geboten wurde. Es zeigte

sich bei allen Versuchen und Tests, daß diese Anordnung von allen Tieren angenommen wurde. Den Vten wurden 20 Anflüge an die Dressurfarbe gestattet. Nach der V.-I.-Phase orientierten sie sich so, daß sie nach dem Trinken die beiden benachbarten Attrappen ebenfalls anflogen und wählten. Diese Negativwahlen ließen während der Dauer der Dressur nur unwesentlich nach. Man hatte den Eindruck, daß sich die Vte hierbei nicht nach der Dressurfarbe allein — wie bei den Dressuren mit anderen Farben — orientierten, sondern jeweils eine Dreierkombination mit der Dressurfarbe in der Mitte fixierten. „Zielgerichtete" Anflüge sind äußerst selten. Die Vte fliegen zu einer Farbe der Kombination, beschauen sich diese, schwirren anschließend zu den beiden anderen und besehen sich auch diese, um dann die Dressurfarbe zu wählen. Änderte ich die Anordnung der Kombination nicht, wurde im Test die Dressurfarbe auf die gleiche, oben beschriebene Weise gefunden und signifikant häufig gewählt. Änderte ich die Anordnung für den Test aber dergestalt, daß ich zwischen die beiden Negativfarben, deren Unterscheidung nicht schwierig war, eine der Dressurfarbe sehr ähnliche Negativfarbe bot, so wurde diese und nicht die Dressurfarbe gewählt. Bei beiden Anordnungen waren die Testergebnisse statistisch signifikant. Hier wird also nicht die anzufliegende Farbe „gemerkt", sondern ihre beiden Nachbarfarben stellen in Kombination das „Dressurmerkmal" dar. Ein solches Verhalten habe ich bei den Versuchen mit den anderen Farben nur andeutungsweise beobachtet.

Auch eine Verlängerung der Dressurzeit brachte im vorliegenden Fall keine Änderung der Ergebnisse und des Verhaltens. So war auch zu erwarten, daß eine weitere Umgruppierung der Kombination auf der Futterscheibe keine Änderung der bisherigen Beobachtungen zur Folge hatte. Wurden die Farben so geboten, daß sich die auf der Scheibe benachbarten Farben von der Dressurfarbe nur wenig unterschieden, flogen die Vte zwar in die Richtung der Kombination, wählten aber nach einer halben Stunde Dressurzeit immer noch nach Versuch und Irrtum; eine feste Dressur auf eine Farbe war mit der Sechsfachsimultanwahl nur andeutungsweise zu erreichen.

Wurden diese Farben in einer Graureihe geboten, so wählten alle Vte jede Farbe „spontan" gleich beim ersten Anflug. Wechselte ich stufenweise die Graupapiere gegen Farben aus, stellte also sukzessiv die alte Anordnung wieder her, stellte sich das oben beobachtete Verhalten nach dem Wegnehmen der letzten Graustufe wieder ein. Offenbar wurden also diese Farben von den Vten nicht so präzise erkannt und eingeprägt, daß sie für eine feste Dressur ohne Ortsorientierung ausreichten. Diese Ortsdressur betraf allerdings immer eine ganze Kombination, d. h. die Unterschiede der drei Farben mit der „Dressurfarbe" in der Mitte mußten groß genug sein, wenn eine feste Dressur erreicht werden sollte.

## V. *Erinnerung an Farben über Nacht*

Die Erinnerung an eine ergiebige Futterquelle über Nacht war von Kolibris zu erwarten. Die während der Nacht poikilotherm werdenden Tiere müssen am nächsten Morgen sofort an einer bekannten Futterstelle Nahrung aufnehmen können, da sonst ihr Stoffwechsel, dem durch das „Aufheizen" des Organismus beträchtliche Reserven entzogen werden, zusammenbrechen würde. Beobachtungen an Volierenvögeln haben ergeben, daß die Tiere nach dem Hellwerden erwachen, sich dehnen und sofort zu einem Röhrchen fliegen. Durch längere Fütterung an bestimmten Orten in der Voliere haben sich die Kolibris auf diese Orte dressiert und fliegen „zielgerichtet" zu diesen hin. Hänge ich die Röhrchen noch vor Tagesbeginn an andere Stellen, sind die Tiere zunächst desorientiert und zeigen an den leeren bekannten Orten die „Reaktion auf Unbekannt" (vgl. Poley, in Vorbereitung), um dann nach optischer Orientierung zu einem Röhrchen zu fliegen.

Um das Erinnerungsvermögen quantitativ zu analysieren, untersuchte ich morgens Vte, die am Abend vorher drei Stunden lang auf eine Farbe dressiert worden waren. Die Ortsdressur schaltete ich dabei durch fortlaufende Drehung der Dressurscheibe aus. Da hier das Suchverhalten bei den Tests besonders früh einsetzte, wertete ich für die Beurteilung des Erinnerungsvermögens nur die ersten drei Anflüge. Diese Wahlen sind in Tabelle 5 zusammengestellt:

Tabelle 5. Farben, die bei den Erinnerungsversuchen am Morgen nach der Dressur gewählt wurden.
Abkürzungen wie in Tabelle 1.

| | *Amazilia tzacatl* | | | *Amazilia franciae* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Dressurfarbe | 1. | 2. | 3. Wahl | 1. | 2. | 3. Wahl |
| r | r | r | v | r | g | r |
| o | o | o | r | o | o | o |
| g | r | g | g | g | g | rv |
| gg | o | g | gg | gg | gg | gg |
| ü | ü | ü | ü | dg | dg | ü |
| dg | dg | ü | dg | g | dg | ü |
| gb | gb | gb | dg | gb | gb | gb |
| b | b | b | gb | b | b | dg |
| v | v | v | v | v | dg | v |
| rv | rv | rv | rv | rv | rv | rv |

Die Tabelle zeigt deutlich, daß es eine Erinnerung an die Dressurfarbe über Nacht, also nach ca. 10 Stunden, gibt. Besonders bemerkenswert ist, daß der erste Anflug bei fast allen Farben positiv ausfällt, im Gegensatz zu den ersten Wahlen der anderen Tests. Das bei den anderen Serien beobachtete „Losstürmen" zur Futterscheibe ist hier nicht zu beobachten. Wie

aus der Tabelle hervorgeht, sind lediglich im grünen Bereich die Wahlen nicht ganz so zielsicher. Dieser Befund stimmt gut mit den anderen Ergebnissen überein.

## VI. *Beziehungen zwischen Farbe und Form*

Die dominierende Rolle der Farbe als Auslöser des Anflugs auf Futterquellen ergibt sich weiterhin aus folgenden Versuchen: Vte der Art *Colibri coruscans* werden auf ein gelbes Quadrat gegen blaue Dreiecke dressiert, die auf der drehbaren Dressurscheibe aufgeklebt sind. Nach ca. 15 Minuten ist der Dressurerfolg signifikant. Es wird die übliche Hungerzeit von 20 Minuten Dauer eingeschaltet. Beim Test werden den Vten nun blaue Quadrate und gelbe Dreiecke geboten. Alle Vte entscheiden sich 100 %ig für das gelbe Dreieck, niemals für die Dressurform, also das (blaue) Quadrat. Auch sämtliche Versuche mit anderen Kombinationen verschiedener Farben in den Formen Kreis, Quadrat und Dreieck verlaufen derart, daß die Vte immer die Dressurfarbe wählen, nicht aber die Form der in der Dressur gebotenen Farbe. Auch bei den Vten der Art *Amazilia tzacatl* ergeben sich die gleichen Verhältnisse. Damit ist ein weiterer Beweis für die große Rolle der Farben bei der Selbstdressur der Kolibris erbracht; sie dressieren sich in erster Linie auf die Farben, nicht auf die Form.

## VII. *Versuche mit verschieden süßen Futterflüssigkeiten und Farben*

Während bei den bisher geschilderten Dressurversuchen auf Farben stets die gleichen Zuckerkonzentrationen verwendet wurden, werden nun Versuche mit unterschiedlichen Konzentrationen beschrieben.

Jahrelange Beobachtungen an Kolibris in der Flugvoliere haben ergeben, daß sie von den normalerweise angebotenen weitgehend konzentrationsgleichen Futtergemischen keines besonders bevorzugen (Poley 1966). Im Verbrauch der unterschiedlichen (aber gleichsüßen) Futtersorten (z. B. der mit Mehlwürmern oder Apfelsine angereicherten) sind keine statistisch zu sichernden Differenzen nachzuweisen. Andererseits zeigt sich am täglichen Verbrauch bei wechselnder Zuckerkonzentration des Futters, daß die Kolibris sehr wohl einen Unterschied zwischen verschieden süßen Futterangeboten machen. Je dünner nämlich die Futterkonzentrate sind, desto mehr trinken sie davon. Das muß aber nicht bedeuten, daß die Kolibris die verschiedenen Zuckerkonzentrationen unterscheiden können. Vielmehr kann es so sein, daß sie lediglich eine konstante Zuckermenge pro Zeiteinheit benötigen und deswegen von schwachen Lösungen mehr als von starken trinken müssen. Demnach wäre der unterschiedliche Futterverbrauch in diesen Fällen rein stoffwechselphysiologisch bedingt.

Vergleicht man aber die in gleichen Zeitabschnitten bei verschiedenen Futterkonzentrationen aufgenommenen Zuckermengen miteinander, so ergibt sich folgendes: Mit sinkender Konzentration steigt die pro Zeiteinheit

aufgenommene Zuckermenge an, d. h. der Vogel nimmt bei geringen Konzentrationen mehr Zucker auf als bei hohen. Das läßt sich folgendermaßen erklären. Um von einer geringer konzentrierten Lösung annähernd gleich viel Zucker aufnehmen zu können, muß der Kolibri wesentlich häufiger zum Futterröhrchen fliegen als bei einer hohen Konzentration. Dabei verbraucht er im Schwirrflug naturgemäß mehr Energie, und er muß mehr Nahrung aufnehmen. Somit ist es sehr wahrscheinlich, daß die „Messung" der aufgenommenen Zuckermenge stoffwechselphysiologisch erfolgt.

Es bleibt aber die Frage, ob die Kolibris verschiedene Zuckerkonzentrationen auch mit Hilfe des chemischen Sinnes unterscheiden können. Hierzu habe ich folgenden Vorversuch gemacht: Sämtliche Futterröhrchen wurden aus der Voliere entfernt. An einer gut zu übersehenden Stelle wurden den Kolibris nacheinander verschiedene Zuckerlösungen geboten. So hoffte ich, daß die Vögel bei zu niedrigen Konzentrationen eine gut sichtbare Verhaltensweise zeigen würden, die ich dann im Versuch als Kriterium für ihr Unterscheidungsvermögen benutzen könnte. Die gebotenen Lösungen und die Reaktionen der Tiere sind in Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6. Molarität der verschiedenen gebotenen Futterlösungen und die Verhaltensweisen der Vte beim Trinken.

| Futterlösung | Molarität der Lösung | Reaktion der Vte |
|---|---|---|
| Saccharose | 1,0 | keine |
| " | 0,9 | " |
| " | 0,8 | " |
| " | 0,7 | " |
| " | 0,6 | " |
| " | 0,5 | " |
| " | 0,4 | " |
| " | 0,3 | " |
| " | 0,2 | " |
| " | 0,1 | " |
| Wasser | — | " |
| Ascorbinsäure | 0,01 | einige Vte schütteln nach dem Trinken mit dem Kopf |
| " | 0,1 | alle Vte zeigen diese Verhaltensweise |

Aus der Tabelle geht hervor, daß eine als Kriterium geeignete Verhaltensweise — das Schütteln mit dem Kopf bei geöffnetem Schnabel — erst bei starker Ansäuerung mit Ascorbinsäure eintritt. Da ich als Strafreiz keine Ansäuerung verwenden wollte, denn dies käme dem Strafreiz „kein Futter" der oben beschriebenen Versuche schon sehr nahe, habe ich in den folgenden Versuchen nur den Futterverbrauch gemessen. Um diese oft unsichere, weil von vielen Faktoren beeinflußte Wertung zu sichern,

protokollierte ich zusätzlich noch die einzelnen Wahlen. Ich hatte somit zwei Kriterien für die Auswertung der folgenden Versuche: Der Verbrauch an Nährflüssigkeit und die Anzahl der Wahlen.

Die Versuche wurden in der bereits beschriebenen Voliere durchgeführt. Da es nicht möglich war, die Röhrchen erschütterungsfrei (es sollte ja keine Futterlösung austropfen) an der drehbaren Futterscheibe anzubringen, wurde an Stelle der runden Futterscheibe eine rechteckige Platte mit den Maßen 0,85 × 0,11 m verwendet, in die im Abstand von 0,18 m vier Löcher gebohrt waren. Dem Nachteil dieser Anordnung, einer sich schnell einstellenden Ortsdressur der Vte, begegnete ich durch ständige Umgruppierung von Attrappen und Futterfläschchen. Vor die Löcher der Versuchsapparatur konnten Attrappen geklebt werden, dahinter standen graduierte Futterröhrchen. Als Testnahrung wurden Saccharoselösungen verschiedener Molarität geboten. Zwei *Heliangelus viola* waren die Vte.

Als nächstes war festzustellen, ob die Vte eine Zuckerkonzentration bevorzugen. Dazu wurden verschiedene Zuckerlösungen hinter grauen Farbpapieren geboten, da ja (wie bereits beschrieben) Dressuren auf Grau nicht vorkommen. Zunächst wurde je ein Futterröhrchen mit Wasser, 0,125-, 0,25- und 0,5molarer Saccharoselösung gefüllt und hinter der Versuchsapparatur aufgestellt. Die Vte probierten beim ersten Anflug in allen Löchern, um sich nach dieser „Geschmacksprobe" der süßesten Lösung (0,5mol.) zuzuwenden und zu trinken. Nach ca. 3—5 Anflügen, bei denen jedesmal überall probiert wurde, begann die Ortsdressur wirksam zu werden, und die Vögel wählten ausschließlich den Ort, an dem die süßeste Lösung stand. Deshalb wurde nach jedem ersten oder zweiten Anflug hinter dem Vorhang ein Ortswechsel vorgenommen. Die Vte tranken fast ausschließlich von der 0,5molaren Lösung. Bei der nächsten Serie wurde das wassergefüllte Röhrchen gegen ein mit 1,0molarer Zuckerlösung gefülltes ausgetauscht. Das Verhalten der Vte änderte sich nicht, wiederum wurde in jedem Loch probiert und die 1,0molare Lösung getrunken. Die Konzentrationsreihe wurde noch durch 1,5-, 2,0-, 2,5- und 3,0molare Saccharoselösungen ergänzt, wobei jedesmal die niedrigste Konzentration gegen eine höhere ausgetauscht wurde. Wurden nur Lösungen von 1,0molar an aufwärts geboten, sank die Suchappetenz der Tiere rasch ab, und es wurde aus jedem angeflogenem Loch getrunken. Da die Tiere kaum noch suchten, bevorzugten sie bald nur noch einen Ort. An dieser Stelle konnten alle Molaritäten von 1,0—3,0 geboten werden, ohne daß die Tiere eine erkennbare Reaktion zeigten. Erst wenn eine Lösung von weniger als 1,0molar aufgestellt wurde, wandten sich die Tiere ab und suchten. Dieser Befund ließ es nun möglich erscheinen, in weiteren Dressurversuchen die auslösende Wirkung des Merkmals „Farbe" gegen die des Merkmals „Zuckerkonzentration" (Süßigkeit) auszuspielen und quantitativ zu analysieren.

Die Versuche wurden nur mit Futterlösungen aus dem Molaritätsbereich von 0—1 durchgeführt, da in diesem Bereich die Unterschiede im Verhalten der Vte besonders deutlich zu erkennen waren. Zur Andressur auf eine bestimmte Farbe wurde hinter dieser die 1,0molare Saccharoselösung geboten, während hinter

den drei Negativfarben die 0,5-, 0,25- und 0,125molare Lösung aufgestellt wurden. Durch Versuch und Irrtum fand das Vt die Dressurfarbe mit der süßesten Lösung. Nach der ersten Wahl wurde die Anordnung der Farbpapiere mit den dazugehörenden Trinkröhrchen verändert. Dies wurde so lange fortgesetzt, bis die prozentuale Häufigkeit der Wahlen der Dressurfarbe signifikant war. Danach wurde der Verbrauch an Nährlösung abgelesen.

Der Verbrauch an 1,0molarer Lösung ist in Abb. 14 (weiße Balken) dargestellt. Da hierbei nur bis zur Signifikanz der Dressurwahlen protokolliert wurde und nicht wie im Kapitel C. II. die Dressur auf eine bestimmte Zeit ausgedehnt wurde, ist der Verbrauch je nach Dressurfarbe sehr unterschiedlich. So wird bei der Dressur auf Rot bis zur Signifikanz der Dressurwahlen so wenig getrunken, daß dieser Verbrauch noch unterhalb der unteren Grenze ($P_u$) des Zufallsbereichs liegt. Bei der Dressur auf Dunkelgrün und Grünblau liegt der Verbrauch statistisch sicher über der oberen Abgrenzung ($P_0$) des Zufallsbereichs. Diese Unterschiede liegen im Wahlverhalten der Vte gegenüber den einzelnen Farben begründet. Befindet sich beispielsweise hinter Rot die 1,0molare Lösung, dann wählen die Vte fast nur Rot, und es genügen schon relativ wenige Rotwahlen (die also einen niedrigen Verbrauch bedingen) zur festen Dressur. Bei Dunkelgrün und Grünblau zeigt sich eine starke Suchappetenz auch dann noch, wenn die Tiere bereits die 1,0molare Lösung getrunken haben. Diesen Suchwahlen müssen also viele Positivwahlen gegenüberstehen, damit statistisch ein Dressurerfolg nachweisbar ist. Im Vergleich zu Rot werden dabei Dunkelgrün und Grünblau ungleich häufiger gewählt, wobei natürlich mehr Futterlösung getrunken wird.

Nach dem Ablesen des Verbrauchs wird hinter der Dressurfarbe eine geringere Konzentration geboten, in diesem Falle nach der 1,0molaren Lösung die 0,5molare. Gleichzeitig wird die 1,0molare Lösung hinter derjenigen Farbe aufgestellt, die während der Dressur sehr wenig oder gar nicht gewählt worden ist. Außerdem wird ein Ortswechsel vorgenommen. Wieder werden die Wahlen protokolliert, wobei nach jeder Wahl die Anordnung der Farbpapiere verändert wird. Auf diese Veränderung der Futterqualität reagierten die Vte mit drei verschiedenen Verhaltensweisen:

1. Sie trinken noch einmal an der Dressurfarbe und suchen dann so lange an den anderen Farben weiter, bis sie die 1,0molare Lösung wiedergefunden haben. Dieses Verhalten zeigten die Tiere nach der Dressur auf Rot, Orange und Blau.
2. Sie trinken mehrere Male an der Dressurfarbe und fangen dann erst an zu suchen, wobei die prozentuale Häufigkeit der Positivwahlen nicht signifikant ist, aber doch ein meßbares Volumen getrunken wird (Grünblau und Violett).
3. Die Wahlen der Dressurfarbe sind auch beim Angebot der 0,5molaren Lösung so zahlreich, daß die Signifikanzgrenze erreicht wird (Gelb, Gelbgrün, Grün, Dunkelgrün, Rosaviolett).

Beim Eintreten der beiden ersten Verhaltensweisen erübrigte sich eine weitere Reduzierung der Konzentration, denn die Vte hatten den Konzentrationsunterschied „gemerkt" und inzwischen die 1,0molare Lösung hinter einer anderen Farbe gefunden. Nur die dritte Verhaltensweise machte eine erneute Konzentrationssenkung von 0,5- auf 0,25molar notwendig. Mit Ausnahme der Dressurfarbe Dunkelgrün, deren Wahlen auch jetzt noch statistisch sicher sind, wählen die Vte noch mehrere Male die übrigen Farben (Gelb, Gelbgrün, Grün, Rosaviolett), trinken ein meßbares Flüssigkeitsvolumen und suchen noch vor der statistischen Sicherung der Wahlen an anderen Farben. Erst das Anbieten einer 0,125molaren Lösung hinter Dunkelgrün veranlaßte die Vte, sich auch von dieser Farbe abzuwenden. In Abb. 14 ist der Verbrauch der verschiedenen konzentrierten Lösungen bei den Testversuchen dargestellt.

Die Ergebnisse der Dressur passen sehr gut zum übrigen Bild, das aus den reinen Farbversuchen gewonnen worden ist. Das als „Bevorzugungstendenz" beschriebene Verhalten gegenüber roten Farben wird nun durch die statistisch sicheren Unterschiede des Futterverbrauchs während

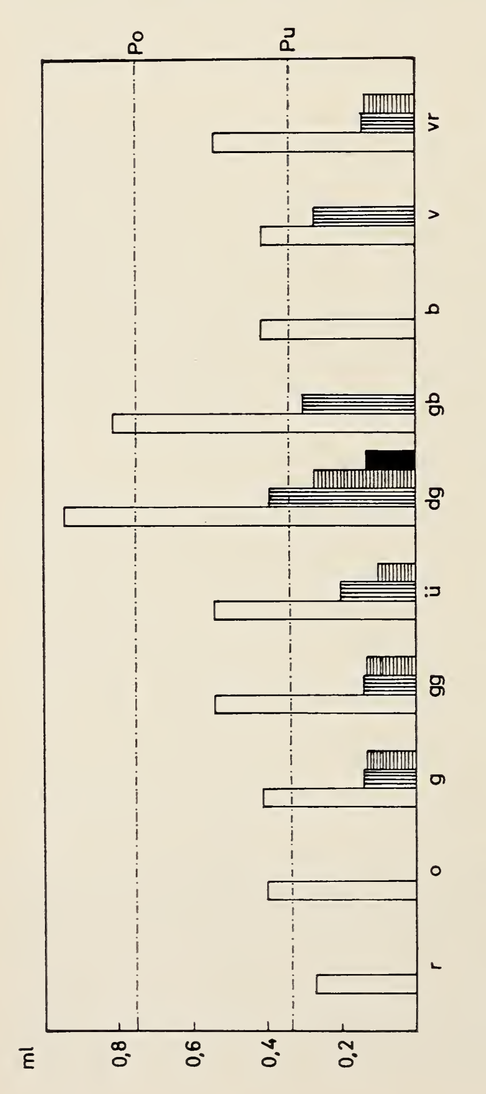



Abb. 14. Verbrauch an Nährlösung bei der Dressur und im Test von *Heliangelus viola*. Weiß = Verbrauch an 1,0molarer Saccharoselösung bis zur Signifikanz des Dressurerfolges, senkrecht gestreift = Verbrauch an 0,25molarer Lösung im Test, schwarz = Verbrauch an 0,125molarer Lösung im Test. Bezeichnung wie in Abb. 4. ············ = Grenzen des Zufallsbereiches, sind nur für den Verbrauch während der Dressur gültig.

der Dressur noch unterstrichen. Die ebenfalls signifikanten Unterschiede im Verhalten der Vte beim Angebot der 0,5molaren Lösung nach der Dressur können vorerst nur mit einer mehr oder minder großen „Aufmerksamkeit gegenüber Veränderungen" erklärt werden. Obwohl gerade bei Dressur auf Rot sehr wenig getrunken wird, „merken" die Vte eine Veränderung dort viel eher als bei der Dressur auf Dunkelgrün, die ja wesentlich mehr Anflüge und Wahlen benötigt, d. h. die einen viel stärkeren Zuckerverbrauch nach sich zieht. Die Reaktionsbereitschaft gegenüber Farben mit „hohem Reizwert" ist wesentlich größer als gegenüber Farben mit „geringem Reizwert". Die Reaktion des Umhersuchens bei „Verschlechterung" des Futters, d. h. ihre Auslösung durch den Geschmackssinn, ist also deutlich abhängig vom „Reizwert" der gebotenen Dressurfarbe. Man könnte auch sagen: Die „Aufmerksamkeit" der Kolibris ist bei verschiedenen Farben verschieden. Sie „begreifen schnell", daß es hinter Rot Futter gibt, sie „merken ebenfalls rasch", wenn es nichts mehr gibt oder wenn das Futter „sich verändert hat". Spielt sich dieser Vorgang nach der Dressur auf eine grüne Farbe ab, deren Futterbedeutung das Vt erst sehr spät „begriffen hat", so „verwendet" das Tier „mehr Aufmerksamkeit" auf das „Wiederfinden" dieser Farbe als auf eine „Veränderung" des Futters.

Es scheint, als ob die Kolibris erblich veranlagt sind, bestimmte Dinge „gut" (Rot usw.) und andere „schlecht" oder „überhaupt nicht" zu lernen. Die Lernfähigkeit bei Farben ist demnach sowohl qualitativ als auch quantitativ erblich fixiert und daher als „Lerndisposition" („Begabung") zu bezeichnen.

## *D. Verhaltensbeobachtungen und anatomische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme*

Die Nahrung der Kolibris besteht aus Blütennektar und Kleininsekten, deren Anteile je nach Jahreszeit und Biotop allerdings sehr stark schwanken. Gomara Francisco Hernandez (1667) berichtete als erster über die Nektaraufnahme der Kolibris, und bereits im Jahre 1694 wies Grew auf die Insektennahrung dieser Vögel hin. Unzählige Beobachter bestätigten in der Folgezeit diese Angaben. Allerdings kam es durch die saison- und biotopbedingte Nahrungsauswahl der Kolibris häufig zu Mißdeutungen.

Gleichfalls sehr alt sind unsere Kenntnisse über Bau und Funktion der Kolibrizunge (Piso und Marcgravius 1648), doch erst neuere Beobachtungen (Scharnke 1931, Weymouth, Lasiewski und Berger 1964) brachten endgültig Klarheit über die Morphologie und Anatomie, während über die Funktion dieses hochdifferenzierten Organs bis heute zwar gut durchdachte, aber unbefriedigende Theorien existieren, die einander mehr oder weniger widersprechen.

Piso und Marcgravius (1648) beschreiben die Kolibrizunge als ein langes, schmales und am distalen Ende gegabeltes Organ. Rochefort (1667), Volkamer

(1714), Catesby (1731) und Edwards (1750) bestätigen diesen Befund. Brisson (1760), Buffon (1791) und Villada (1873) erkennen als erste die Röhrenform der Zunge. Wied (1822) spricht von „zwey neben einander liegenden Muskelcylindern", ähnliche Beobachtungen geben Lesson (1829), Guilding (1834), MacGillivray (1840), Jardine (1852), Adams (1856) und Burmeister (1856). MacGillivray (1840) erkennt, daß die distalen Teile der Zungenspitzen kein geschlossenes Rohr bilden, Swainson (1836), Orton (1871), Belt (1874) und Wallace (1895) kommen zum gleichen Befund. Gosse (1847, 1863), Martin (1852), Gould (1861), Gadow (1883), Lucas (1891), Ridgway (1892), Moller (1930), Bene (1942) und Greenewalt (1960) beschreiben die Zunge als ein weitgehend hohles Organ. Erst Scharnke (1931) und Weymouth, Lasiewski, und Berger (1964) klärten mit Hilfe von histologischen Schnitten und durch Röntgenfotografie den genauen Aufbau der Kolibrizunge.

Scharnke (1931) unterscheidet an der Kolibrizunge drei Teile, die in ihrem morphologischen Aufbau gut gegeneinander abgegrenzt sind:

1. „Vorderstück" — es reicht von der gespaltenen Spitze bis zu den „Zungenflügeln"
2. „Zungenschlauch" — er liegt bei zurückgezogener Zunge fast völlig in einer Scheide
3. „Zungengrund"

Das hochdifferenzierte „Vorderstück" wird gemeinhin als Zunge bezeichnet, ist aber nicht mit einer solchen vergleichbar, da es nur bis zum proximalen Viertel von den Paraglossalia gestützt wird, nicht wie bei anderen Vögeln bis fast zur Spitze. Vom proximalen Viertel bis zur knappen Hälfte setzen sich die Paraglossalia als hyaline Knorpel fort. Die schematischen Schnitte in der Abbildung 15 verdeutlichen den Aufbau dieses „Vorderstückes". Der proximale Teil des „Vorderstückes" ist ein einheitlicher gewebserfüllter Stab mit unverhornter weichhäutiger Wandung. Dorsal und ventral schiebt sich — wie ein Fingernagel aus dem Nagelhäutchen — eine dünne Hornlamelle hervor, die im weiteren Verlaufe den Stab in zwei Hälften teilt. Das Gewebe in diesem Hornrohr wird dünner, so daß die Spitzen der beiden Zipfel ausschließlich aus Horn bestehen. Weymouth, Lasiewski und Berger (1964) kommen zu den gleichen Ergebnissen.

Es ist verständlich, daß jeder neue Befund zu neuen Theorien darüber Anlaß gab, wie es den Kolibris gelingt, Nektar und Kleininsekten mit dieser Zunge aufzunehmen. Alle Gedanken, Hypothesen und Spekulationen lassen sich in vier Gruppen ordnen:

1. Saugende Funktion der Zunge

   Rochefort (1667), Ray (1713), Volkamer (1714), Catesby (1731), Edwards (1750), Brisson (1760), Bancroft (1796), Stedman (1796), Guilding (1834), Swainson (1836—37), Martin (1861), Villada (1873), Gundlach (1874), Wallace (1895), Gadow (1883, 1891), Stolzmann (1884), Doflein (1914), Taverner (1919), Stresemann (1927—34), Moller (1930) und Döhling (1931).

2. Leckende Funktion der Zunge

Barrere (1741), Guilding (1834), Swainson (1836—37), Ballou (1879), Zipperlen (1890) und Werth (1901).

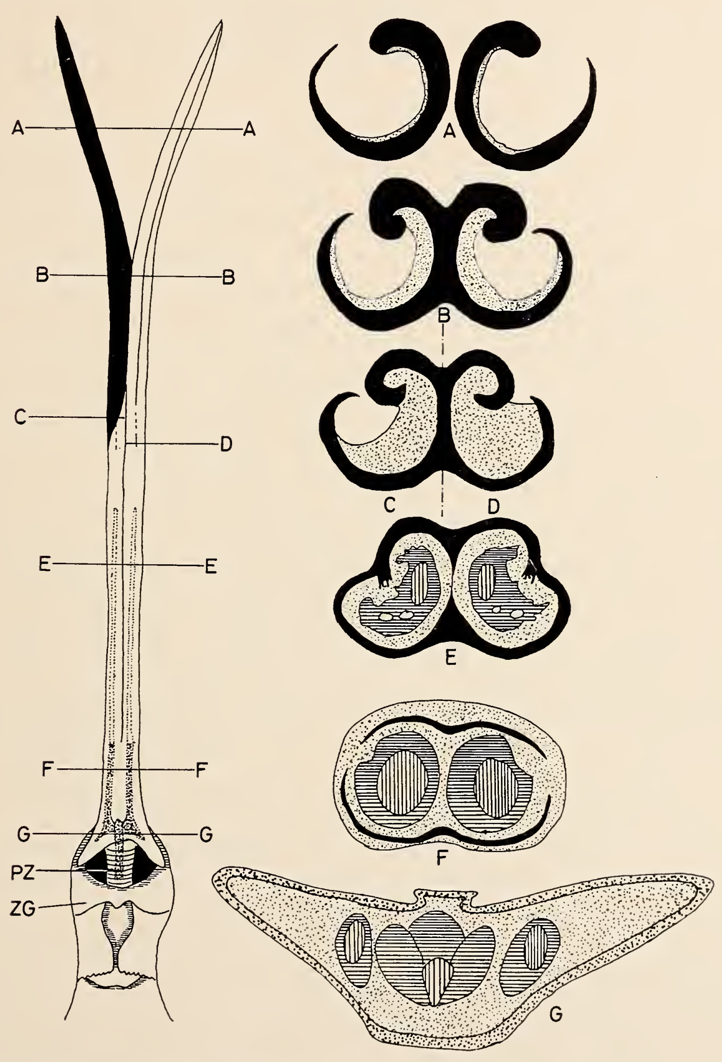



Abb. 15. Schematische Darstellung der Zunge (links) und der Schnitte (rechts) nach Scharnke und Weymouth, Lasiewski und Berger. Das „Vorderstück" reicht bis zu den „Zungenflügeln" G, die schwarz gezeichnete linke Kapillare ist mit Flüssigkeit gefüllt. PZ = „Zungenschlauch" mit Geschmacksknospen, ZG = „Zungengrund". Schnitte: schwarz = Horn, gepunktet = undifferenziertes Zellgewebe, waagerecht gestrichelt = Muskeln, senkrecht gestrichelt = Knorpel und Knochen der Paraglossalia, die auch in die Dorsalansicht der Zunge eingezeichnet sind.

3. Greifende Funktion der Zunge, speziell der Zungenspitzen bei der Insektenaufnahme

   Wied (1822), Lesson (1829—30), Adams (1856), Villada (1873), Belt (1874).

4. Leimende Funktion der Zunge beim Insektenfang

   Audubon (1831, 1840—44), Gervais (1835), Jardine (1852—54), Swainson (1836—37), Gay (1847), Martin (1861), Ballou (1879), Lucas (1891) und Penard (1908—10).

In den Darstellungen Gadows (1883) und Mollers (1930) wird das gesamte „Vorderstück" hohl dargestellt. Nicht zuletzt auf Grund dieser falschen Befunde kommen beide Autoren zu fehlerhaften Vorstellungen des Trinkvorgangs. Gadow entwickelte die Vorstellung, daß durch das Heraustreten der Zunge der vorher fest an das Rachendach gedrückte proximale Teil des Zungengrundes plötzlich abgezogen wird und somit zwischen Zunge und Gaumen ein luftverdünnter Raum entsteht. Dieses Vakuum sollte sich dann auf die Saugröhren der beiden Zipfel auswirken, die in die Flüssigkeit gesteckt werden und in denen dann der Nektar aufsteigt. Moller will in der Zunge nur den Stempel einer Saugpumpe sehen, die Flüssigkeit würde nach seiner Annahme im Schnabelraum aufsteigen. Scharnke widerlegt beide Theorien anhand seines histologischen Materials. Er zeigt als erster den weitgehend massiven Bau der Zunge, die nur an ihren beiden Zipfeln hohl ist. Er entwickelt weiterhin die Vorstellung, daß der Nektar in den beiden Röhrchen der distalen Zungenspitze kapillar angesaugt wird. Die Vorstellung eines kapillaren Ansaugens hatte schon Guilding (1894), als er schrieb: „... pouring the nectar, by sucking and capillary attraction." Die Zunge gleitet nach der Füllung sofort zurück, die Kapillaren werden im Innern ausgequetscht, indem sie gegen das Dach der Schnabelkammer gedrückt werden. In den vielen Beobachtungen (Bodine 1928, Sherman 1913, Pickens 1927, 1930, Hartert 1900 und Johow 1900) über die horizontale Schnabelhaltung der Kolibris beim Trinken sieht Scharnke einen weiteren Beweis für seine Vorstellung, denn erstens verleiht diese Haltung der Kapillarattraktion eine gesteigerte Wirksamkeit und zweitens kann der ausgepreßte Nektar leichter in den Zungenrinnen schlundwärts fließen. Doch schon im gleichen Jahr widerlegt Döhling (1931) durch Zoobeobachtungen diesen zusätzlichen Beweis Scharnkes. Weymouth, Lasiewski und Berger (1964) bestätigen aber die Angaben Scharnkes, sie schreiben: „Nectar is probably taken up by capillary action in the external throughs, and then swallowed in the normal manner when the tongue is retracted into the mouth."

Beobachtungen an Kolibris, die sich während des Transportes den Schnabel verletzt hatten, ließen auch mir am zweiten Teil der Scharnke'schen Theorie Zweifel aufkommen. Eine *Amazilia franciae* hatte sich die distale Hälfte des Oberschnabels abgebrochen. An der Bruchstelle befand sich ein

etwa linsengroßer Wundverschluß mit kallusartigem Charakter. Der Kolibri konnte deswegen seinen Schnabel nicht mehr schließen. Trotz dieser Verletzung und deren Folgen lebte dieses Tier noch ca. 10 Monate und nahm während der ganzen Zeit in völlig normaler Weise Futter auf. Ein Auspressen der Zungenröhrchen am Oberschnabeldach konnte nicht erfolgen, da dieses zum Teil fehlte und zum Teil durch den Kallus sehr stark angehoben war.

Weitere Beobachtungen an intakten Tieren, die aus waagerecht aufgehängten Röhrchen tranken, deren Stutzen senkrecht standen, unterstrichen die richtigen Beobachtungen Döhlings. Die Kolibris, die gezwungen sind, mit dem Schnabel nach unten zu trinken, sacken nach jeweils 2—3 Sekunden mit dem Körper nach hinten unten ab (s. Abb. 16). Die Tiere korrigieren aber ihre Lage sofort wieder und fangen von neuem an zu trinken. Befestigte ich die Futterröhrchen so, daß sich die Tiere setzen konnten, fiel dieses Verhalten weg. Das Bestreben der Kolibris, beim Trinkflug den Schnabel waagerecht oder in einem kleinen Winkel von unten nach oben zu halten, erklärt sich nicht aus der Scharnkeschen Annahme, daß die Schwerkraft den Nektarfluß hemmt, sondern ist vielmehr bedingt durch die besondere Mechanik des Schwirrflugs. Durch Herunterbiegen von Schnabel, Kopf und Hals wird das Schultergelenk aus seiner fluggerechten Lage herausgedreht. Die dadurch bedingte Schwerpunktsverlagerung — indem die Kopf-Hals-Region eingezogen und nach unten gerichtet wird, dadurch erhält das Abdomen mit dem Schwanz das Übergewicht — läßt den Körper des Kolibris nach jeder Korrektur wieder nach hinten unten absacken. Diese zusätzliche Flugbelastung fällt beim sitzenden Tier weg, und dann zeigt es sich, daß es auch in dieser Lage mit dem senkrecht nach unten gehaltenen Schnabel ebensoviel trinken kann wie in normaler Trinkhaltung mit waagerecht gehaltenem Schnabel.

Die Theorie Scharnkes erwies sich somit in diesem Punkt als nicht richtig. Ich überprüfte sie deshalb von Anfang an. Mit der Zunge eines frischtoten Tieres, aus der ich durch Abstreifen zwischen den Fingern alle Futterreste entfernt hatte, machte ich Versuche über die kapillare Saugfähigkeit dieses Organes. Sowie die Spitzen der beiden Zungenzipfel die Oberfläche einer Flüssigkeit berührten, stieg diese in den Röhrchen hoch und füllte sie ganz aus. Somit ist an der Flüssigkeitsattraktion auf Grund von Kapillar- oder Adhäsionskräften nicht zu zweifeln. Beim Eintauchen der Zungenspitzen füllen sich die Hohlräume passiv. Ein Saugen bei der Nahrungsaufnahme ist ausgeschlossen. Eher kann man den Vorgang als eine Sonderform des Leckens bezeichnen. Die morphologischen Differenzierungen der Kolibrizunge erübrigen deren Bewegungen beim Lecken. Die gefüllte Zunge kann sofort eingezogen und geleert werden.

Nach Scharnke geschieht diese Entleerung durch Ausdrücken der Kapillaren am Schnabeldach. Tiere mit einer Schnabelverletzung müßten dies



Abb. 16. *Amazilia franciae* trinkt mit fast senkrecht nach unten gehaltenem Schnabel. Die Aufnahme zeigt das Tier unmittelbar nach einer Lagekorrektur.

nicht mehr können. Sie schieben aber, wie es auch intakte Tiere tun, das „Vorderstück" nach dem Trinken in voller Länge einige Male langsam aus dem Schnabel heraus. Bei einem Tier konnte ich nun die Kapillaren des „Vorderstückes" zwischen dem ersten und zweiten Herausstrecken nach dem Trinken untersuchen. In ihnen befanden sich, ähnlich wie in der Kapillare eines defekten Thermometers, kurze abgerissene Flüssigkeitsfäden. Es lag nun die Annahme nahe, daß das Entleeren der Zungenröhrchen durch Auspressen zwischen den nur wenig geöffneten Schnabelspitzen geschieht. Die Paraglossalia und ihre hyalinen Knorpelfortsätze versteifen die proximale Hälfte des „Vorderstücks". Beim Vorstrecken weicht das elastischere distale Ende zunächst in der Schnabelkrümmung nach oben aus, dabei klappen die lateralen dünnen Hornlamellen etwas auf. Beim Durchstoßen durch den Schnabelspitzenspalt werden sie von vorn nach hinten entleert. Die in ihnen enthaltene Flüssigkeit fließt in den Unterschnabel. Tauchen nun die entleerten Röhrchen wieder in die flüssige Nahrung ein, füllen sie sich sofort auf Grund der Kapillar- und Adhäsionskräfte. Die Flüssigkeit im Unterschnabel wird durch die genau eingepaßte Zunge nach oben verdrängt und fließt schließlich in der Rinne zwischen den „Zungenflügeln" nach hinten. Beim Zurückziehen der Zunge dienen diese als Schieber und befördern die Flüssigkeit schlundwärts, wobei durch die hermetische Abdichtung der beiden Schnabelhälften ihr seitliches Ausfließen verhindert wird. Erst dann kann die Nahrung geschluckt werden.

Ein Andrücken des distalen Endes an das Dach der Schnabelkammer kann den gewünschten Effekt nicht erzielen, denn es kann nur von hinten nach vorn erfolgen, da ja nur im proximalen Teil Muskeln vorhanden sind. Es würde nur dazu führen, daß die in den Röhrchen enthaltene Flüssigkeit

zur Schnabelspitze hin ausgedrückt und -gequetscht wird. Beim Öffnen der Schnabelspitzen für den erneuten Durchtritt der Zunge müßte dann die Flüssigkeit oder mindestens ein beachtlicher Teil davon wieder ausfließen.

Einen weiteren Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme liefert die Zählung der Frequenz der Einsteckbewegungen der Zunge. Bei *Amazilia franciae* erfolgen 10 Einsteckbewegungen in 1,4—1,9 Sekunden. Andere Arten *(Amazilia tzacatl, Agyrtria fluviatilis, Heliangelus viola, Boissoneaua matthewsi, Anthracothorax nigricollis)* zeigen ähnliche Frequenzen. Kapillares Ansaugen und Entleeren müssen bei so hohen Frequenzen der Zungeneinsteckbewegungen unbedingt in einem einzigen Arbeitsgang ablaufen und nicht, wie Scharnke annimmt, in zwei getrennten Vorgängen. Noch während der distale Teil der Röhrchen sich mit Flüssigkeit vollsaugt, wird schon der proximale Teil zwischen den Schnabelspitzen ausgepreßt.

Die Füllung und Leerung der Röhrchen des „Vorderstückes" habe ich auch quantitativ zu bestimmen versucht. Bei dem geringen Inhalt der Kapillaren wäre es ja sinnvoll, wenn sie jedesmal möglichst vollständig entleert würden, damit rasch viel Nahrung aufgenommen werden kann. Bei zwei lebenden *Amazilia franciae* habe ich die Kappillaren folgendermaßen vermessen: Zunächst wurde die Zunge aus dem Schnabel seitlich herausgezogen und von eventuell vorhandenen Futterresten gesäubert. Danach saugte ich in den Kapillaren eine 0,5 ⁰/₀ige Gentianaviolettlösung auf, die das Ausmaß der Röhrchen gut sichtbar werden läßt. (Diese Lösung ist für Schnabel, Zunge und angrenzende Teile unschädlich; ich verwendete sie oft als Therapeutikum bei dem häufigen Soor- und Aspergillosebefall. Poley, 1966.) Das Ausmessen erfolgte sodann unter dem Binokular auf Millimeterpapier. Bei beiden Tieren ergaben sich nur sehr geringfügige Abweichungen von Länge und Durchmesser im Vergleich zur etwas sorgfältiger vermessenen Zunge eines frischtoten Tieres. Der Inhalt der beiden Kapillaren betrug im Mittel je 5,1 $mm^3$.

Aus der Bestimmung der Eintauchfrequenz der Zunge und des Volumens der Röhrchen läßt sich nun die mögliche maximale Aufnahmemenge für eine bestimmte Zeiteinheit errechnen. Dieser errechnete Wert läßt sich sodann mit dem gemessenen realen Futterverbrauch für die gleiche Zeiteinheit vergleichen.

In Abbildung 17 sind maximaler, also aus Volumen und Frequenz errechneter, und realer, d. h. gemessener Verbrauch für zwei Vte eingezeichnet. Alle Werte des realen Verbrauches streuen um den Mittelwert des errechneten Maximalverbrauchs. Die Mittelwerte des Realverbrauchs aus fortlaufenden Meßeinheiten von je 20 Sekunden folgen der Mittelwertslinie des Maximalverbrauchs. Daraus kann nur der Schluß gezogen werden, daß die Zungenröhrchen beim Durchstoßen durch den Schnabelspitzenspalt stets annähernd vollständig entleert werden.

Einen zusätzlichen Beweis liefern die Ergebnisse der Realverbrauchsmessung des Vtes 2 (s. Abb. 17). Da sie sehr stark von dem oben besprochenen Befund abwichen, untersuchte ich Schnabel und Zunge des Tieres und diagnostizierte einen Soor- oder Aspergillosebefall im Rachenraum und in den Zungenröhrchen.

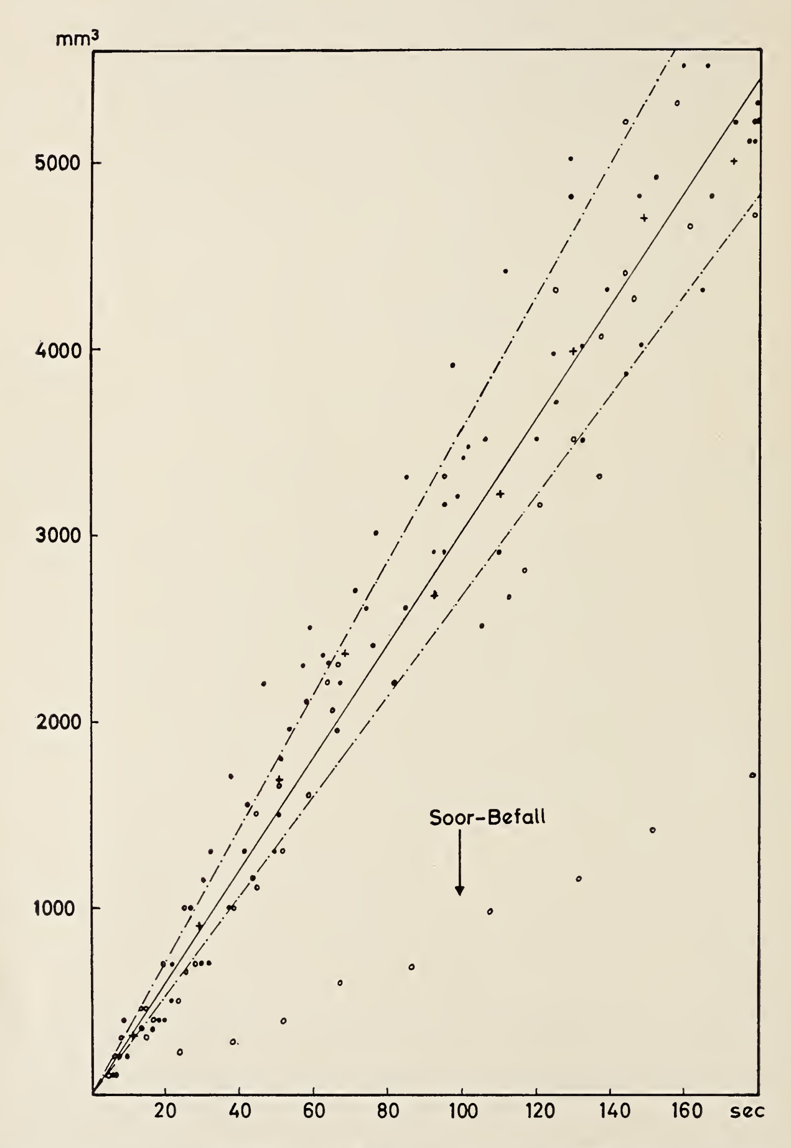



Abb. 17. Errechneter Maximal- und gemessener Realverbrauch zweier *Amazilia franciae*. Maximalverbrauch: obere ·-·-·-·-·- Linie für 10 Zungeneinsteckbewegungen 1,4 sec., untere ·-·-·-·-·- Linie 1,9 sec., ——— Linie = Mittelwert des Maximalverbrauchs = 1,68 sec. Realverbrauch: • = für Vt 1, o = Vt 2. + = Mittelwerte des Realverbrauchs von je 20 Sekunden.

Besonders diese waren fast völlig zugewachsen, so daß das Tier offensichtlich kaum noch Nahrung aufnehmen konnte. Es trank während des Meßzeitraumes nur ein Drittel dessen wie Vt 1. In solchen Fällen treten bei dem hohen Energieverbrauch dieser Tiere rasch Schädigungen oder gar der Tod ein. Bei einigen Kolibris habe ich bei zu starkem Soor- oder Aspergillosebefall die Röhrchen des Zungenvorderstücks bis auf ein Drittel abgeschnitten (Poley, 1966). Dann habe ich diese Tiere so untergebracht, daß ihr Energieverbrauch möglichst gering war. In 10 Tagen wuchsen die Zungen auf die alte Länge heran.

Weymouth, Lasiewski und Berger (1964) beschreiben Geschmacksknospen auf dem dorsal-basalen Teil der Zunge, dem Scharnkeschen „Zungenschlauch". Diese Geschmacksknospen sind nicht auf bestimmten Papillen lokalisiert und erscheinen den Untersuchern einfacher gebaut als die anderer Vögel. Von anderen Orten auf der Zunge werden keine Geschmacksknospen beschrieben. Offenbar sind sie auf die Dorsalseite des proximalen Endes der Zunge beschränkt. Gerade hier sind auch nach meiner Auffassung die Strömungsverhältnisse der aus den Kapillaren ausgepreßten Flüssigkeit besonders turbulent. Der Nektar strömt beim Vorschieben der Zunge über den medianen Teil der „Zungenflügel" direkt auf die Dorsalseite des „Zungenschlauches". Beim Zurückziehen der Zunge staut sie sich vor dem aus den „Zungenflügeln" gebildeten Schieber, was auf jeden Fall zu besonderen Turbulenzen in der Flüssigkeit führt. Ständige Strömung und längeres Umspülen dieser Zungenregion kann für die Reizaufnahme der Geschmacksknospen nur fördernd sein. Die Lokalisation des chemischen Sinnes an dieser Stelle ist somit mit den von mir entwickelten Vorstellungen über den Trinkvorgang sehr gut vereinbar.

Bekommen die Kolibris Flüssigkeiten, die ihnen schlecht schmecken, beispielsweise Antimykotika, dann zeigen sie ein charakteristisches Ekelverhalten. Es äußert sich als schnelles Kopfschütteln bei geöffnetem Schnabel. Diese auffällige Reaktion tritt immer erst beim zweiten Zungenvorstrecken auf, dann also, wenn die ausgepreßte Flüssigkeit die Geschmacksknospen erreicht hat.

Nehmen die Kolibris kompakte Nahrung, also Insekten, auf, dann dienen die „Zungenflügel" — wie bei der Nektaraufnahme — als Schieber. Kolibris fangen Insekten nur mit dem Schnabel, ein „Leimen" mit der feuchten Zunge habe ich nie beobachtet. Die Zunge gleitet vielmehr im Unterschnabel unter dem Körper des ergriffenen Insekts hindurch, und erst beim Zurückziehen treten die „Zungenflügel" als Schieber in Aktion und befördern die Beute schlundwärts. Es kann also immer nur ein einziges Beutetier gefangen werden, denn beim erneuten Schnabelöffnen zum Fange eines zweiten ginge ja das erste verloren. Tatsächlich fangen alle von mir beobachteten Kolibris immer nur ein Insekt, das dann sofort verschluckt wird, ehe das zweite gefangen wird.

## E. Diskussion

Die Ergebnisse der Sechsfachsimultanwahlen mit Farben, von denen die Kolibris signifikant die roten und orangen bevorzugen, stehen im Einklang mit den Beobachtungen vieler Autoren, die alle eine besondere Attraktion der roten Farbe hervorheben. Aus der Fülle dieser Beobachtungen seien einige zitiert: Holden (1873) beschreibt das Verhalten von *Selasphorus platycercus:* „I threw a piece of flesh into a small dead tree near me. In an instant three of these birds were poised before the meat mistaking it no doubt for some gaudy flowers." Über die gleiche Art berichtet Mearns (1890): „A member of our party on San Francisco Mountain wore a scarlet cap, but he found these audacious birds so troublesome from their constant attacks upon it that he was glad to pocket it . . ." Über die Anziehungskraft der roten und orangen Farbe schreibt Woods (1927): „A bunch of carrots will sometimes arouse the interest of a hummingbird, and I have seen one probing clusters of bright orange *Crataegus* berries." Bodine (1928) bestätigt, daß *Archilochus colubris* „all bright objekts on the porch: red film boxes, purple sweater, in which the long bill is poked rigorously . . ." untersucht. Über das Anfliegen von roten Verkehrsampeln nach Besuch an roten Blüten berichtet Cottam (1941).

Im Widerspruch zu diesen Beobachtungen und meinen Befunden stehen die experimentellen Ergebnisse von Woods (1931), Bene (1941), Lyerly, Riess und Ross (1950), die bei ihren Versuchstieren keine Rotvorliebe feststellten. Einzig Pickens (1941) konnte in einigen Versuchsserien, die er im Freiland anstellte, eine Rotvorliebe feststellen. Da es sich mit Ausnahme der Untersuchungen von Lyerly, Riess und Ross um Freilandversuche handelte, bei denen die Vte auch aus Gartenblumen Nektar holen konnten, ist es sehr wahrscheinlich, daß sie sich dabei gerade auf eine andere Blütenfarbe „dressiert" haben. Wagner (1946) stellte ähnliche Untersuchungen an und fand, daß *Colibri thalassinus,* der ausschließlich rote Röhrchen wählte, in dieser Zeit die rotblühende *Salvia cardinalis* besuchte. *Hylocharis leucotis* hingegen wählte blaue Futterröhrchen, weil er zur Zeit der Untersuchungen auf die blauen Blüten von *Salvia mexicana* dressiert war. Es überrascht, daß Lyerly, Riess und Ross bei ihrem Versuchstier *(Colibri thalassinus)* auch unter kontrollierten Bedingungen im Labor keine Rotvorliebe nachweisen konnten. Zum Kriterium ihrer Untersuchungen wählten sie den Verbrauch der Nährflüssigkeit aus vier Röhrchen, die in den Farben Rot, Gelb, Grün und Blau geboten wurden. Statistisch sicher war ein Meiden der gelben Farbe und eine Bevorzugung des Futterröhrchens nahe der Volierenwand und Sitzplatzes. Die Selbstdressur des Versuchstieres auf diesen bestimmten Ort machte schließlich die geplante Auswertung des Unterschieds im Verhalten gegenüber Farben unmöglich. Dies deckt sich mit meinen Befunden über die außerordentlich große Rolle der Ortsdressur. Wie groß ihre Wichtigkeit für die Vögel im Freiland bei der Nahrungs-

suche ist, kann allerdings noch nicht gesagt werden. Leider gibt es fast keine Freilandbeobachtungen über das Auftreten von „Ortsdressuren". Woods (1931) machte bei Fütterungen wildlebender Kolibris in einem Garten die Feststellung, daß „their memory for location is surprisingly accurate, . . .". Pitelka (1942) beschreibt ein zwölftägiges Verweilen von *Archilochus colubris* in einem Garten, erst nach dem Verblühen der Blumen zog er weiter.

Die von vielen Beobachtern am häufigsten genannte und auch am meisten hervorgehobene Anpassung ornithophiler Pflanzen ist die rote Farbe ihrer Blüten.

In einer Blütenfarbenzusammenstellung von 110 nordamerikanischen Pflanzen, die von Kolibris besucht werden, die Pickens (1930) veröffentlichte, fand er rote Blüten bei 45 Pflanzen (= 40 %). Die Rot am nächsten stehenden Farben Orange (15 = 13,6 %) und Purpur (19 = 17,3 %) ergeben ca. 30 %. Der Rest entfiel auf andere Farben. Aus der von Melin (1935) gegebenen Zusammenfassung, die viele Einzelbeobachtungen verschiedener Autoren enthält, erkennt man ebenfalls den hohen Anteil der roten Farbe bei ornithophilen Blüten. Benes (1946) Zusammenstellung der von Kolibris besuchten Blüten umfaßt 97 Pflanzen; im einzelnen entfallen auf: Rot 22, Purpur 10, Rosa 17, Orange 3, Gelb 17, Blau 10, Violett 2 und Weiß 22 Exemplare. Schon F. Müller (Hildebrand 1870) weist darauf hin, daß Kolibris „vor allem helle, grelle Farben zu lieben scheinen"; er fährt fort: „Scharlachfarbene Salvien, *Combretum* mit anfangs goldgelben, später orangefarbenen Staubfäden, Manettia usw. werden von ihnen sehr fleißig besucht." In Schenks „Handbuch der Botanik" charakterisiert sein Bruder H. Müller (1883) die ornithophilen Blumen als „große Blüthen mit brennenden, besonders häufig scharlachrothen Farben." Schimper (1898) spricht davon, daß die Kolibris „eine Vorliebe für die rothe, speciell die brennend rothe Farbe" zu haben scheinen. Die Meinung, daß die rote Blütenfarbe die größte Anziehungskraft für Kolibris hat, wird auch von Trelease (1881, 1883), Merrit (1897) und Kerner (1891) vertreten; letzter schreibt, es sei möglich, daß „der tathsächlich grössere Reichthum an leuchtend rothen Blüthen und Bracteen, der die warme Zone vor der nordtemperierten auszeichnet, mit der Ornithophilie zusammenhängt . . ." und „Vielleicht hängt es hiermit auch zusammen, daß die Pflanzen mit scharlachrothen Blumen vorwaltend in jenen Gegenden verbreitet sind, wo die Kolibris ihre Heimat haben." Von den Autoren, die die rote Blütenfarbe als typische Anpassung der Vogelblumen ansehen, seien noch erwähnt: Scott-Elliot (1890), Ludwig (1895), Ule (1896), Lagerheim (1896), Volkens (1899), Kirchner (1911/12), Neger (1913), Schnarf (1900) und Werth (1912, 1915). Werth (1915) sagt: „Das ausgesprochene Vorwalten roter Farben, von sattorangerot über scharlach, zinnober und karmin bis purpur mit Überwiegen der . . . hervorragend leuchtenden Scharlachfarbe ist ein auffallendes Charakteristikum der Ornithophilie", und er folgert weiter: „Nach dieser Zusammenstellung dürfte die Tatsache, daß die ornithophilen Blütenapparate ganz vorwiegend rote Färbungen zeigen, wohl endlich nicht mehr bezweifelt werden."

Doch geht aus manchen Zusammenstellungen ornithophiler Blüten hervor, daß einige Autoren Vogelbesuch an anderen Farben beobachteten.

Fries (1903) gibt eine Zusammenstellung der Blütenfarben von 25 ornithophilen Pflanzen aus dem Grenzgebiet zwischen Argentinien und Bolivien. Dabei entfallen auf: Rot (eingeschlossen das reine Rot, Orange und bläuliches Rot) 28 %, Gelb 36 %, Blau und Violett 20 %, Weiß 16 %. Es gibt auch tatsächlich viele Beobachtungen, daß Kolibris nicht die roten, orangen oder gelben Blüten bevorzugen. So beschreibt Gosse (1847) die Blüten eines Scrophulariaceenstrauches aus Jamaika als „though presenting little beauty in form or hue, are pre-eminently attractive to the Longtailed Hummingbird." Johow (1900) sagt über chilenische

Kolibris, daß sie „unter den zahlreichen Farbvarietäten von *Canna indica L.*, einer Pflanze, welche gleichfalls eine große Anziehungskraft auf sie ausübt, anscheinend keine bestimmte Farbe bevorzugen." Fries (1903) schreibt: „... diejenigen Pflanzen der von mir bereisten Gegenden, welche am allermeisten von den Kolibris besucht wurden, und wo man sie fast immer, und zwar öfters massenhaft, antreffen konnte, waren *Veronica fulta, Lycium cestoides, Gourlica decorticans, Nicotiana glauca* und vielleicht noch *Phrygilanthus cuneifolius.* Die beiden ersteren haben violette, die beiden folgenden gelbe und nur die letzte rote Blüten." Fritz Müller (Ludwig 1897) schreibt vom Verhalten südbrasilianischer Kolibris: „Selbst ganz unansehnliche Blumen, wie kleine Compositen, *Buddleia brasiliensis,* die kleinen grünen Blümchen der *Hohenbergia augusta* werden von ihnen besucht." Woods (1927) berichtet über den Besuch von *Nicotiana glauca* durch Kolibris, daß sie „ignore the yellow mature flowers, probing instead the greenish newly opened blossoms." Auch Melin (1935) beobachtete Ähnliches von einer *Pygmornis*-Art; dieser Kolibri „flew with lightning speed from a dullish red flower of *Hippotis brevipes* straight to a whitish flower of a *Mendonica* far away in the vegetation ..."; er fährt fort: „... another hummingbird visited successively an inflorescence of *Lantana camera,* brilliant with red, orange, and yellow, and a long, bluish one of creeper in the vicinity." Nach Wagner (1952) werden die roten Blüten von *Boucardia termifolia* auf Grund ihres ungünstigen Neigungswinkels von den Kolibris gemieden.

Alle Freilandbeobachtungen von Kolibris an Blüten werden durch die saisonbedingte Ernährungsweise der Tiere und nicht zuletzt durch die jeweils vorherrschende Selbstdressur auf gewisse Blüten in ihrer Aussagekraft wesentlich eingeschränkt. Auch Statistiken ornithophiler Blüten müssen dahingehend einschränkend interpretiert werden, da sie ja nur eine Aussage über qualitative, nicht aber über die quantitative Zusammensetzung der ornithophilen Flora zulassen. Da nicht anzunehmen ist, daß alle Kolibriblumen eines Biotopes in gleicher Menge blühen, muß auch hier wieder mit großer Vorsicht beurteilt werden, wie sich solche Quantitätsunterschiede auf das Sammeln von Erfahrungen beim Blütenbesuch auswirken.

Die Sonderstellung der Farbe Rot, die in verschiedenen Versuchen bewiesen werden konnte, wirft zwei Fragen auf:

1. Hat diese Rotbevorzugung einen biologischen Sinn?
2. Wie kommt diese Rotvorliebe zustande?

Das gehäufte Vorkommen roter Blumen in dem Verbreitungsgebiet der Kolibris und die Rotvorliebe dieser Tiere garantieren den Vögeln ein ständiges Futterangebot, den Pflanzen die Übertragung von Pollen. Die Ursache für die Rotbevorzugung kann mit einem großen Angebot roter Blüten begründet werden, aber ob sie durch angeborene Tendenzen, sinnesphysiologische Besonderheiten oder spezifische Lernvorgänge zustande kommt, ist noch unklar. Neben Prägungsvorgängen könnten Lernprozesse eine Rolle spielen, allerdings müßten die letzten schon mehr einer Prägung ähneln, denn es zeigte sich ja, daß eine halbjährige Blaudressur die Rotvorliebe nicht stört. Schließlich könnte die Bevorzugung von Rot auch angeboren sein.

Die optimale Kontrastwirkung der Komplementärfarben Rot und Grün — rote Blüten heben sich besonders gut vom grünen Hintergrund des Laubes ab — könnte eine weitere Ursache für die Rotbevorzugung sein. Alle untersuchten Arten vernachlässigen deutlich Grün, die Komplementärfarbe von Rot. Leider kennen wir keine Berichte vom Verhalten flügger Jungtiere beim ersten Ausflug. Suchen sie erst am Laub nach Futter oder fliegen sie gleich zu den Blüten? Die Untersuchung von erfahrungslos aufgezogenen Jungtieren wäre sehr erwünscht.

Auf Grund seiner Untersuchungen und Beobachtungen an *Archilochus alexandri* kommt Bene (1941, 1946) zu folgenden Feststellungen: „Color preference may be conditioned by training, as when a hummingbird trained to feed an colorless syrup remains constant to it, even when the colorless syrup is placed among feeders containing syrup of different colors. There is no justification to regard partiality to red as though it were a phylogenetic trait of a species of hummingbird or the family Trochilidae itself. Like scent, color may however, be a bond in the general associative process; at least the hummer's color preference can be conditioned." Diese Aussagen stehen im Widerspruch zu meinen Ergebnissen, doch seine Versuche fanden im Freiland statt, es blühten keine roten Blumen und er machte keine Dressurversuche. Benes „color preference" und meine „Farbvorliebe" sind demnach nicht identisch, sondern „color preference" bezieht sich auf die gerade andressierte Farbe. Zu den gleichen Ergebnissen wie Bene kam auch Pickens (1941), der ebenfalls im Freiland Kolibris testete. Er untersuchte ein einzelnes Exemplar der Art *Archilochus colubris*, das in seinem Garten aus einer salvienähnlichen, rotblühenden Blume, vorzugsweise aber aus der *Achimenes* Nektar trank. Seine Ergebnisse zeigen, daß Violett und Rot am häufigsten gewählt wurden.

Eine Bevorzugung körpereigener Farben oder von Farben bestimmter „Abzeichen", wie sie Dücker (1963) für verschiedene Vögel nachweist, konnte ich nicht feststellen. Porsch (1924) schreibt zwar, daß die Farben der bevorzugten Blumen im Hochzeitskleid vieler Männchen blumenbesuchender Vögel vorherrschen. Für Kolibris muß dies aber verneint werden, denn Rot ist bei ihnen relativ selten, während Grün in vielen Abstufungen überwiegt.

Bei allen Überlegungen über die Rolle der Farben bei der Nahrungsauswahl der Kolibris darf nicht vergessen werden, daß diese Tiere sich nicht ausschließlich von Blütennektar ernähren, sondern auch Insekten aufnehmen. Bei der Aufzucht der Jungen werden sogar ausschließlich Insekten verfüttert. Eine sehr feste Bindung an nur eine Blütenfarbe ist auch aus diesem Grunde nicht wahrscheinlich. Vielmehr gestattet die Fähigkeit zu rascher Selbstdressur auf Blütenfarben eine optimale Ausnützung des Nektars der gerade blühenden Pflanzen. Im Notfall ist auch Umstellung auf Insektenfang möglich.

Eine Anpassung der Pflanzen an den Besuch durch Vögel ist neben den besprochenen Blütenfärbungen auch ihre reichliche Nektarabsonderung. Ihr kommt als Merkmal ornithophiler Blüten eine ebenso wichtige Bedeutung wie den Farben zu. Denn die Kolibris dressieren sich auf eine Farbe ja nur auf Grund der Tatsache, daß diese Farbe ihnen ein gutes und reichliches Futter liefert. Schnarf (1913) schreibt: „... daß Honigreichtum geradezu das auffallendste ornithophile Merkmal ist." Werth (1915) kommt zum gleichen Ergebnis: „Sehr dünnflüssige sowie schleimige Beschaffenheit des Nektars sind eine auffällige Erscheinung vieler Vogelblumen. Allgemein wird die große, oft enorme Honigmenge hervorgehoben, die viele Vogelblumen produzieren, und die im Verhältnis steht zu dem Nahrungsbedürfnis der größten aller Blumenbesucher." Porsch (1924) faßt alle bekannten Beobachtungen zusammen und schreibt: „Ist die Farbe das einzige Fernlockmittel, so ist ... der auffallende Reichtum an dünnflüssigem oder schleimigem Nektar die typische Lockspeise und damit gleichzeitig das charakteristische Erkennungsmerkmal fast sämtlicher typischer Vogelblumen. Dieses Merkmal kann nicht genug in den Vordergrund gestellt werden, weil es alle übrigen bisher bekannten, auch die adaptiv niedrigst stehenden Vogelblumen kennzeichnet. Menge und Beschaffenheit des Nektars sind stets ein ausschlaggebendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Insektenblumen."

Die Kolibris sind imstande, zwischen verschiedenen Süßigkeitskonzentrationen zu unterscheiden. Leider wissen wir aber nicht, ob der Zuckergehalt des Nektars in den ornithophilen Blüten verschieden ist. Mit ihrer Zunge und durch die Technik ihrer Nahrungsaufnahme können die Kolibris in kürzester Zeit große Mengen von Nektar aus den Blüten aufnehmen. Dabei gehen sie nach Moller (1931 b) folgendermaßen vor: „Beim Besuche von *Solandra* scheint der Kolibri deutlich eine bestimmte Auswahl zu treffen. Er bleibt in der Luft einige Augenblicke vor der Blüte stehen, um sich dann in diese hineinzustürzen ... oder, nachdem er in die Blüte hineingeschaut hat, sich abzuwenden und eine andere zu besuchen. Blüten, die einmal gemieden wurden, wurden am gleichen Tag niemals mehr beflogen. Es handelte sich dabei nicht etwa nur um welkende, sondern auch um durchaus frische Blüten." Auch Porsch (1933) beobachtete Ähnliches beim Besuch von *Caesalpinia pulcherrima:* „Oberhalb der Blüte schwebend, vergewissert sich der Kolibri darüber, ob dieser Nektarbecher voll, halbvoll oder leer ist. Im letzten Falle wird die Blüte einfach übergangen."

Es scheint, als ob die von Moller und Porsch beschriebenen Beobachtungen und die im Kapitel C. VII. besprochenen Ergebnisse auf die „Lernbegabung" der Kolibris zurückzuführen sind. Die Frage nach der Herkunft und Fixierung dieser „Lerndisposition" kann selbstverständlich noch nicht beantwortet werden, da bisher nur untersucht wurde, was ein erfahrenes Tier alles lernen kann, aber noch nicht, was es in seinem Wildleben tat-

sächlich lernt. Doch scheint es sehr wahrscheinlich zu sein, daß es sich hierbei um etwas Angeborenes handelt, da nur ein Merkmal — nämlich „Nichtgrün" bzw. „sich vom Laub abhebend" — zum Auslösen der Verhaltensweise Futteraufnahme genügt. Der Ablauf des angeborenen Verhaltens wird unter dem Einfluß äußerer Reize durch Lernvorgänge für längere oder kürzere Zeit verändert. Auf Grund der angeborenen Lerndisposition wird daher der Farbbereich hohen Reizwertes schneller gelernt als der mit geringem Reizwert.

Alle diese Beobachtungen machen klar, daß sich die Kolibris zuerst rein optisch nach Nahrungsquellen orientieren. Haben sie eine solche gefunden und ist es möglich, in sie hineinzusehen, so sind sie in der Lage, zwischen verschiedenen Nektarfüllungen zu unterscheiden. Ist ihnen der Blick in das Blüteninnere verwehrt, dressieren sie sich auf Grund der Qualität des Nektars auf die ihn bietende Blütenfarbe. Die morphologischen und physiologischen Anpassungen der Kolibris und der von ihnen besuchten Blüten gehen so weit, daß Knoll (1931) feststellt: „Zwischen vielen Blumen und bestimmten Blumenvögeln ist eine so weitgehende gegenseitige Abhängigkeit zustande gekommen, daß das Aussterben des einen Teils dieser Lebensgemeinschaft das Aussterben des anderen bewirken müßte und auch in manchen Fällen bereits bewirkt hat."

## F. Definition der benutzten Ausdrücke

| | |
|---|---|
| Versuch: | Gesamtablauf von V.-I.-Phase, Dressur, Hungerzeit und Test |
| V.-I.-Phase: | Die Versuchs-Irrtums-Phase ist die wechselnd lange Zeit des Probierens bis zum Finden der Positivfarbe |
| Dressur: | Fester Zeitabschnitt oder wechselnd lange Zeit, in der eine bestimmte Anzahl Positivanflüge erfolgt, während der sich das Vt durch ständige Belohnung an der Positivfarbe auf diese dressiert |
| Hungerzeit: | Futterentzug zwischen Dressur und Test |
| Test: | Blindprobe ohne Futterangebot hinter der Positivfarbe |
| Positivfarbe: | (Dressur-) Farbe, hinter der während der Dressur Futter geboten wird |
| Negativfarbe: | Farbe, hinter der in keinem Versuchsabschnitt Futter geboten wird |
| Anflug: | „Zielstrebiges" Anfliegen einer Farbe, ohne daß diese gewählt wird |
| Wahl: | Einstecken des Schnabels in das Mittelpunktsloch eines Farbplättchens |
| Positivwahl: | Wahl der Positivfarbe |
| Negativwahl: | Wahl einer Negativfarbe |
| Suchwahl: | Wahl einer Negativfarbe in der V.-I.-Phase |

## G. Zusammenfassung

1. Kolibris der Arten *Colibri coruscans, Amazilia tzacatl, Amazilia franciae* und *Heliangelus viola* wurden in Sechsfach-Simultan-Versuchen auf Farben dressiert und getestet.

2. Wird das Positivsymbol immer am gleichen Ort geboten, dressieren sich die Tiere sehr rasch auf diesen Ort.
3. Dressuren auf Grau lassen sich nicht erreichen.
4. Es wird der Nachweis geführt, daß die untersuchten Arten im sichtbaren Spektralbereich voll farbtüchtig sind.
5. Der rot-orange und der blau-violette Bereich werden von den Tieren spontan bevorzugt, der grüne Bereich wird vernachlässigt. Es bleibt unklar, ob diese „Bevorzugungstendenz" angeboren oder durch Prägung entstanden ist.
6. Die untersuchten Kolibris lassen sich auf alle Farben dressieren.
7. Je besser und schneller sich die Kolibris eine Farbe andressieren, desto rascher wird diese auch abdressiert (Rot, Orange, Blau, Violett). Dies gilt auch umgekehrt (Gelbgrün, Grün, Dunkelgrün).
8. Eine Verkürzung der Dressurzeit von ca. 30 auf 1—2 Minuten (10 Anflüge) bewirkt keine Veränderung des Verhaltens.
9. Benachbarte Farben einer 12stufigen Farbenreihe mit gleicher Helligkeit und gleicher Sättigung werden nicht unterschieden. Bei dieser Versuchsserie lernten die Tiere nur eine Dreierkombination von Farben.
10. Die Versuchstiere erinnern sich morgens noch an die Dressurfarbe des Vorabends.
11. Als Auslöser des Anflugs auf Futterquellen dominiert die Farbe vor der Form.
12. Konzentrationsunterschiede von Saccharoselösungen im Bereich von 0—1,0molar werden von den Tieren wahrgenommen, solche im Bereich von 1,0- bis 3,0molar nicht mehr.
13. Bei Dressur auf bevorzugte Farben (Rot, Orange, Blau und Violett) werden geringe Änderungen der Futterkonzentration im Bereich von 0—1,0molar sofort wahrgenommen, im grünen Bereich erst nach wesentlich stärkerer Verringerung der Konzentration. Diese Tatsache läßt die Annahme einer ererbten Lerndisposition zu.
14. Die Technik der Nahrungsaufnahme wird durch Beobachtungen an trinkenden Tieren und durch ergänzende anatomische Beobachtungen an der Kolibrizunge geklärt und die bisher bekannten Theorien des Trinkvorgangs werden diskutiert.

## H. Summary


1. An experimental design involving some variables of colour, position of food, time of conditioning, and quality of food, was devised to test the colour discrimination ability of hummingbirds. The following species have been tested: *Colibri coruscans, Amazilia tzacatl, Amazilia franciae, Heliangelus viola.*
2. The species tested proved to possess an extremly accurate memory for food localities.
3. They are unable to distinguish between different degrees of grey, but the experiments have shown that the range of colours visible to them is about the same as in man, and that their discrimination ability is also similar.
4. Hummingbirds spontaneously prefer the red-orange and blue-violet parts of the spectrum and neglect all green colours. The reason for this behaviour is not clear, it could be imprinted or innate.
5. The time needed for learning the favorite colours is shorter than for learning the neglected colours. On the other hand, the former are retained longer than the latter ones.
6. In a series consisting of 12 colours the hummingbirds did not discriminate between the neighbouring colours, but learned only a combination of three colours.
7. Hummingbirds remember conditioning colours over night.
8. Colours are more important releasers for the flight to the Feeding place than are shapes.

9. The hummingbirds tested perceive differences in concentration of a sugar solution within the range from 0—1,0molar, but they do not discriminate differences within the range from 1,0—3,0molar.
10. The species tested immediatly notice small differences of food concentration during the conditioning of favorite colours within the range from 0—1,0molar. Within the green range, on the other hand, they reach the same discrimination ability at a considerably lower concentration. This could be explained with the assumption of an innate disposition to learn.
11. The feeding technique of the hummingbirds was studied by observing drinking birds and by anatomical studies of the tongue. The results are discussed and compared with other theories known.

## I. Literaturverzeichnis [1])

Bené, F. (1941): Experiments on the Color Preference of Black-chinned Hummingbird. — Condor 43, p. 237—242.

— (1946): The Feeding and Related Behaviour of Hummingbirds. — Memoirs of Boston Soc. Nat. Hist. 9, p. 403—478.

Bodine, M. L. (1928): Holidays with Hummingbirds. — The National Geographic Magazine 53, p. 731.

Cottam, C. (1941): Color Attractive to Hummingbirds. — Auk 58, p. 261.

Delpino, F. (1869): Alcuni Appunti di Geografica Botanica. — Boll. Soc. Geogr. Ital., Firence, p. 124.

Döhling, F. (1931): Die Kolibris lecken und saugen ihre Nahrung. — Ornith. Monatsber. 39, p. 140—142.

Dücker, G. (1963): Spontane Bevorzugung arteigener Farben bei Vögeln. — Z. f. Tierpsychol. 20, p. 43—65.

Gadow, H. (1883): On the Suctorial Apparatus of the Tenuirostres. — Proc. Zool. Soc. London, p. 62—69.

Gardner, L. L. (1925): The Adaptive Modifications and the Taxonomic Value of the Tongue in Birds. — Proc. U. S. Nat. Mus. 67, p. 1—49.

Gosse, P. H. (1863): The Humming Bird's Tongue. — Zoologist 21, p. 84—85.

Greenewalt, C. H. (1960): Hummingbirds. — New York.

Hartert, E. (1900): Trochilidae. — Das Tierreich 9. Berlin.

Köhler, W. (1915): Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. — Abh. d. Preuß. Akademie.

Koller, S. (1953): Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, 3. Aufl. Darmstadt.

Lasiewski, R. C. (1962): The energetics of migrating hummingbirds. — Condor 64, p. 324.

— (1963): Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. — Physiological Zoology Vol. 36, p. 122—138.

Loew, E. (1906): Die ornithophilen Blüthen und ihre Beziehung zu den Lebensgewohnheiten blumensuchender Vögel. — Sitzungsberichte der Naturforschenden Freunde Berlins, p. 304—313.

Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. — J. Orn. 83, H. 2.

Lucas, F. A. (1891): On the Structure of the Tongue in Humming Birds. — Proc. U. S. Nat. Mus. 14, p. 169—172.

— (1893): The Food of Hummingbirds. — Auk 10, p. 311—315.

— 1896): The Taxonomic Value of the Tongue in Birds. — Auk 13, p. 109—115.

— (1897): The Tongues of Birds. — Rep. U. S. Nat. Mus., p. 1003—1020.

[1]) Wegen Platzmangels können nicht alle zitierten Arbeiten aufgeführt werden, sie mögen den Literaturzusammenstellungen der angeführten Autoren entnommen werden (spez. Melin 1935).

Lyerly, S. B., B. F. Riess und S. Ross (1950): Color preference in the Mexican Violeteared Hummingbird (*Colibri th. thalassinus*). — Behaviour 2, p. 237—249.

Melin, D. (1935): Contributions to the Study of the Theory of Selection II. The Problem of Ornitholphily. — Uppsala Universitets Arsskrift 16.

Moller, W. (1930, 31): Über die Schnabel- und Zungenmechanik blütenbesuchender Vögel. — I. Biol. Gener. 6, p. 651—726, II. ibid. 7, p. 99—154.

— (1931): Bemerkungen zu Scharnkes Mitteilung „Die Nektaraufnahme mit der Kolibrizunge". — Ornith. Monatsber. 39.

Pearson, O. P. (1950): The Metabolism of Hummingbirds. — Condor 52, pl. 145—152.

— (1954): The Daily Energy Requirements of a wild Anna Hummingbird. — Condor 56, p. 317—322.

Pickens, A. L. (1927): Unique Method of Pollination by the Ruby-throat. — Auk 44, p. 24—27.

— (1929): Bird Pollination Problems in California. — Condor 32, p. 229—232.

— (1931): Some Flowers Visited by Birds. — Condor 32, p. 23—28.

— (1941): A Red Figwort as the Ideal Nearctic Bird-flower. — Condor 43, p. 100 bis 102.

Poley, D. (1966): Beiträge zur Haltung von Kolibris. — Der Zoologische Garten (N. F.) 33, p. 1—19.

Porsch, O. (1924): Vogelblumenstudien I. — Jahrbücher für Botanik 63, p. 553 bis 706.

— (1926—30): Kritische Quellenstudien über Blumenbesuch durch Vögel I—V. — Biol. Gener. 2—6.

— (1933): Der Vogel als Blumenbestäuber. — Biol. Gener. 9, p. 243—246.

Ridgway, R. (1891): The Humming Birds. — Rep. U. S. Nat. Mus., p. 253—383.

Scharnke, H. (1930): Über den Bau der Kolibrizunge. — Ornith. Monatsber. 38, p. 150—151.

— (1931 a): Die Nektaraufnahme mit der Kolibrizunge. — Ornith. Monatsber. 39, p. 22—23.

— (1931 b): Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zunge der Trochilidae, Meliphagidae und Picidae. — J. Ornith. 79, p. 426—491.

Schnarf, K. (1900): Vergleichende Charakteristik der Vogelblumen. — Jahresbericht des K. K. Staatsgymnasiums im VI. Bezirke zu Wien, p. 1—34.

Sherman, A. R. (1913): Experiments in feeding Hummingbirds during seven summers. — Wilson Bulletin 25, p. 153—166.

Stolpe, M., und K. Zimmer (1939): Der Schwirrflug des Kolibris im Zeitlupenfilm. — J. Ornith. 87, p. 136—155.

Stresemann, E. (1927/34): Aves. Handbuch der Zoologie.

Stresemann, E., u. K. Zimmer (1932): Über die Frequenz des Flügelschlags beim Schwirrflug der Kolibris. — Ornith. Monatsber. 5.

Wagner, H. O. (1946): Food and Feeding Habits of Mexican Hummingbirds. — Wilson Bulletin Vol. 58, p. 69—93.

— (1952): Beitrag zur Biologie des Blaukehlkolibris (Lampornis clemenciae [Lesson] ). — Veröff. Museum Bremen, Reihe A, Bd. 2, p. 5—44.

Werth, E. (1915): Kurzer Überblick über die Gesamtfrage der Ornithophilie. — Englers Bot. Jahrb., Beibl., p. 316—370.

Weymouth, R. D., R. C. Lasiewski, A. J. Berger (1964): The Tongue Apparatus in Hummingbirds. — Acta anat. 58, p. 252—270.